

TARTU ÜLIKOOL  
MATEMAATIKA-INFORMAATIKATEADUSKOND  
Matemaatika instituut

Karin Lillo

# **Dünaamiliste süsteemide ja geneetika mudelid**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Ella Puman

Tartu 2013

# Sisukord

Sissejuhatus.....	3
1 Kaosemudelid .....	4
1.1 Tähtsamad mõisted.....	4
1.2 Lorenzi süsteem.....	5
1.3 Rössleri süsteem.....	11
1.4 Hénoni-Heiles'i süsteem .....	16
1.5 Duffingi võrrand.....	20
2 Geneetika mudelid .....	24
2.1 Tähtsamad mõisted.....	24
2.2 Heterosügootsus ja haigustele vastuseis.....	27
2.3 Genotüübi moodustumine kahe alleeli paaridesse jagunemisel .....	28
2.4 Looduslik valik ja mutatsioon .....	36
Kokkuvõte.....	43
Summary .....	44
Kasutatud materjalid .....	45
Lisa 1. Programmi STELLA lühikirjeldus.....	46
Lisa 2. Lorenzi mudeli programmikood STELLAs .....	47
Lisa 3. Rössleri mudeli programmikood STELLAs .....	47
Lisa 4. Hénoni-Heiles'i mudeli programmikood STELLAs.....	48
Lisa 5. Duffingi mudeli programmikood STELLAs.....	49
Lisa 6. Kahe alleeli paarimoodustumise mudeli programmikood STELLAs .....	49
Lisa 7. Loodusliku valiku ja mutatsiooni mudeli programmikood STELLAs .....	52

## Sissejuhatus

Käesoleva töö eesmärk on koostada mudelid erinevatele dünaamilistele süsteemidele kasutades modelleerimisprogrammi Stella. Dünaamilised süsteemid on süsteemid, mis arenevad või muutuvad ajas. Iga mudeli juures on antud süsteemi või võrrandi tekkelugu. Mudelitele on töös lisatud erinevaid graafikuid. Lisades on antud iga mudeli jaoks programmikood.

Töö koosneb kahest osast. Esimeses osas käsitletakse erinevaid kaosele viivaid dünaamilisi süsteeme ja nende süsteemide põhjal moodustatud mudeleid. Teises osas antakse ülevaade kahest geneetikamudelist ja nende seotusest reaalmaailmaga.

Esimeses peatükis olevad mudelid on koostatud peamiselt Ü. Lepiku ja J. Engelbrechti Kaoseraamatus [4] olevate süsteemide jaoks, osaliselt esimeses peatükis ja teises peatükis on kasutatud raamatus Dynamic Modeling [1] antud mudeleid, mis on eesti keelde tõlgitud, läbi töötatud ja mudelitena vormistatud.

Mudelid on koostatud modelleerimisprogrammi STELLA abil [7], jooniste tegemiseks on kasutatud ka inseneritarkvara Mathcad.

# 1 Kaosemudelid

Termin kaos pärineb Vana-Kreeka mütoloogiast: selle all mõisteti tühjust enne maailma loomist. Hiljem sai terminist kaos korralageduse sünonüüm. Aastal 1963 toimus ootamatu avastus: selgus, et rangelt determineeritud protsessid ehk dünaamilised protsessid, mis on määratud diferentsiaalvõrrandite või kujutistega ning nende juurde kuuluvate algtingimustega, võivad mingil arenguetapil muutuda stohhastilisteks ja ilmneb kaootiline liikumine. Sellele nähtusele anti nimetus determineeritud kaos [3], [4].

## 1.1 Tähtsamad mõisted

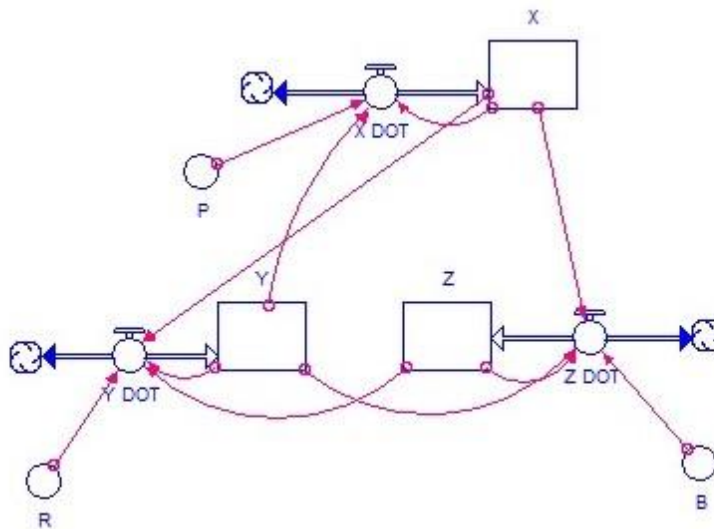
Võrrandisüsteemi  $\dot{x} = f_i(t, x_1, \dots, x_n), i = 1, 2, \dots, n$ , kus  $f_i$ -d on mingid teadaolevad funktsioonid, nimetatakse dünaamiliseks süsteemiks. Suurused  $x_1, \dots, x_n$  on faasimuutujad. Nad on defineeritud  $n$ -dimensionaalses ruumis  $R^n$ , mida nimetatakse faasiruumiks. Teisiti öeldes, dünaamilise süsteemi üldistatud koordinaadid ja impulsid määravad ruumi, mida nimetatakse faasiruumiks. Antud võrrandisüsteemi integreerimiseks on tarvis teada algandmeid  $x_i(t_0) = x_{i0}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n$ , kus  $x_{i0}$  on mingid teadaolevad konstandid. Integreerimise tulemusena saadakse  $x_i = x_i(t)$ . Faasiruumis esitavad need funktsioonid kõveraid, mida nimetatakse integraalkõverateks ehk faasitrajektoorideks. Igale süsteemi hetkelisele seisundile vastab üks faasiruumi punkt ja need punktid moodustavad liikumise käigus faasitrajektoore. Punktide hulka või alamruumi faasiruumis, kuhu koondub trajektoor pärast üleminekuperioodi möödumist, nimetatakse atraktoriks. Veider atraktor on algtingimuste suhtes tundlik trajektooride hulk faasiruumis, mis ilmneb kaootilise liikumise puhul. Faasiruumis olevat kinnist kõverat nimetatakse piirtsükliks. Piirtsükkel iseloomustab süsteemi perioodilist liikumist. Protsesse, kus hoolimata determineeritud mudelist tekib ebareeglipärane liikumine, nimetatakse kaootiliseks.

## 1.2 Lorenzi süsteem

Edward Lorenzi poolt 1963. aastal esitatud võrrandisüsteem

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\sigma x + \sigma y, \\ \dot{y} &= -xz + rx - y, \\ \dot{z} &= xy - bz,\end{aligned}\tag{1}$$

kus  $\sigma$ ,  $r$  ja  $b$  on positiivsed konstandid ja  $\dot{x}$ ,  $\dot{y}$ ,  $\dot{z}$  tähistavad vastavate muutujate tuletisi aja  $t$  järgi. Võrrandid (1) kirjeldavad atmosfääri konveksiooni lihtsustatud mudelit. Süsteemi (1) põhjal koostatud mudel on näidatud joonisel 1.



Joonis 1. Lorenzi süsteemi mudel.

E. Lorenzilt pärineb nüüd juba klassikaliseks kuulutatud kaootilise atraktori näide.

Ilmastiku uurimisel on tähtis koht konveksioonil (õhu vertikaalne liikumine õhukihtide ebaühtlase soojenemise tõttu). Konveksiooni uurimiseks sooritas H. Bénard sajandivahetusel ühe katse, milles ta soojendas õhukest vedelikukihti altpoolt. Kindla temperatuuri juures algas vedeliku konvektiivne liikumine ja ilmnesis keerised. Seda nähtust tuntakse tänapäeval Bénard'i-Rayleigh' konveksiooni nime all ja seda kirjeldab komplitseeritud diferentsiaalvõrrandite süsteem. Numbriliste tulemuste saamiseks tuli seda süsteemi lihtsustada.

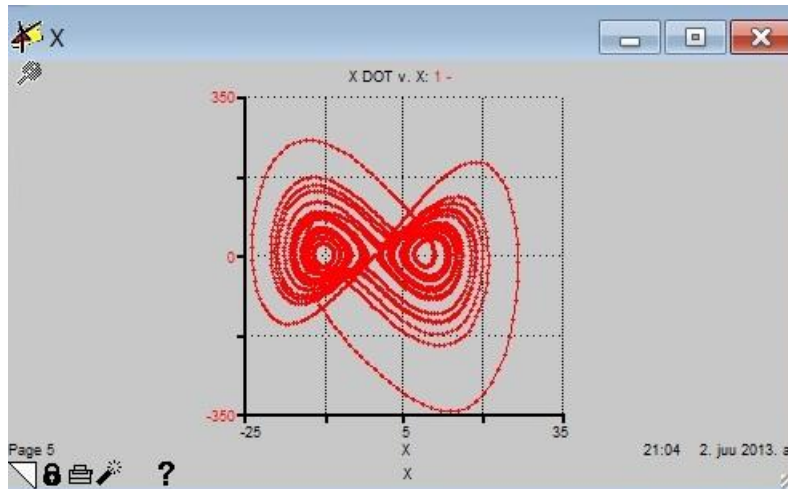
Sellel tegeles hulk teadlasi, teiste hulgas ka E. Lorenz. E. Lorenz on teinud palju jõupingutusi mittelineaarsuse uurimisel. Ta simuleeris arvutiga ilmastikumustreid ja aastal 1961 leidis ta vasturääkivusi oma ilmastikumudelites, mida nüüd teatakse kui esimesi kajastatud kaosejuhtumeid [1]. E. Lorenz uuris õhu liikumist atmosfääris ning teda huvitas eelkõige termiliselt tekitatud konvektsioon atmosfääri madalamates kihtides. Alustades Navier'-Stokesi võrranditest, jõudis ta lõpuks lihtsa kolme muutuja süsteemini. Selles süsteemis tähistas  $x$  voolufunktsiooni amplituudi ja  $y, z$  tähistasid temperatuuri jaotust. Lorenz esitas oma tulemused ka trajektoorina  $xyz$  –teljestikus, tulemuseks on joonistel 6-8 kujutatud sasipundar: trajektoorid ringlevad näilise juhuslikkusega ümber kahe sagara. Et tekkinud kujund meenutab liblikat, siis tuntakse joonisel 8 esitatud pilti liblikaefekti nime all.

Lorenzi võrrandite (1) numbrilise lahendamise tulemus konstantide  $r = 40$ ,  $\sigma = 10$ ,  $b = 8/3$  puhul ja algtingimuste  $x(0) = 1$ ,  $y(0) = 1$ ,  $z(0) = 0$  korral on esitatud joonistel 2, 3, 4. Trajektoorid moodustavad silmuseid kord ühes faasiruumi osas, kord teises, nende ülehüppamine ühest kohast teise on ebareeglipärane. Saadud liblikakujulise faasitrajektooride parve nimetas Lorenz veidraks atraktori. Samal ajal on täidetud atraktori definitsiooni tingimus – trajektoorid hõlmavad ühe osa faasiruumist, kuid käitumine selles alamruumis pole ennustatav. Praegu nimetatakse selliseid atraktoreid kaootilisteks.

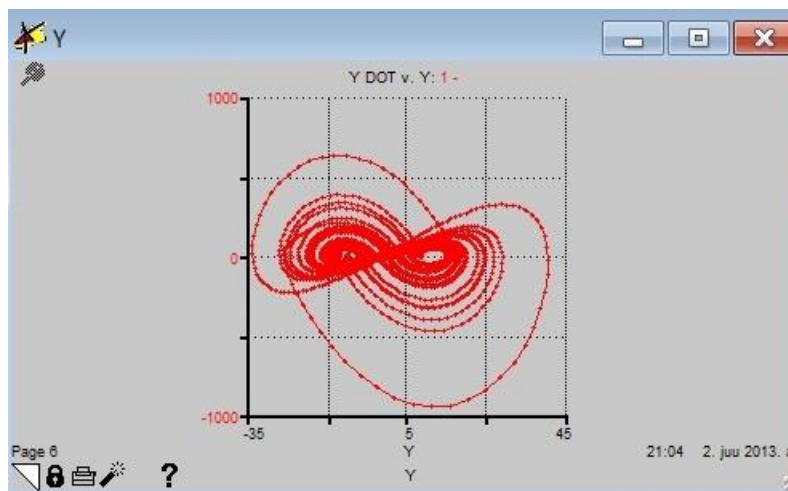
Lorenzi süsteem on mittelineaarne, mille põhjustavad temas esinevad korrutised  $xz$  ja  $xy$ .

Lorenzi võrrandite lahendamisel selgus veel üks huvitav mittelineaarsete süsteemide omapära – tundlikkus algandmete suhtes. Nimelt põhjustab väike muutus algandmetes suuri erinevusi lahendites.

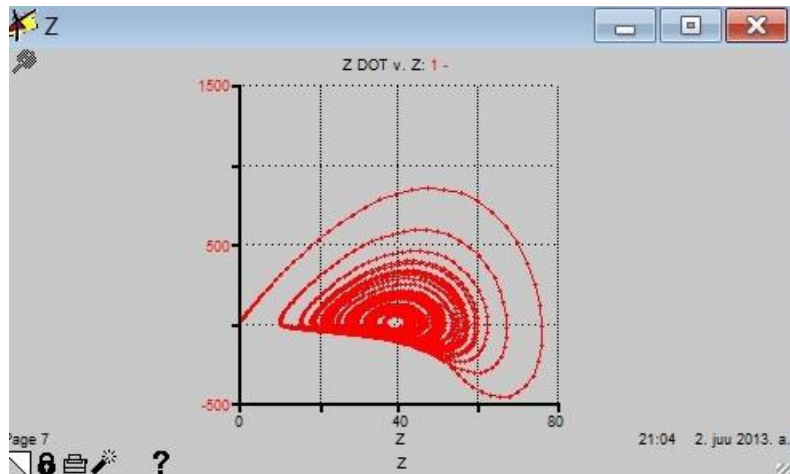
Parameetri  $R$  erinevate väärtuste korral on tulemused erinevad. Mudeli tundlikkuse analüüs (joonis 5) näitab, et parameetri  $R$  suurenedes muutub mudelis toimuv üha kaootilisemaks.



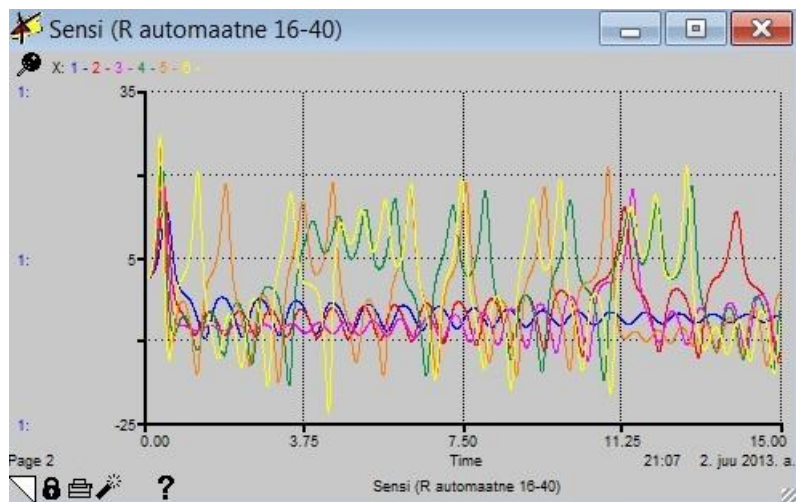
Joonis 2. Lorenzi mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $x$  ja  $\dot{x}$ .



Joonis 3. Lorenzi mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $y$  ja  $\dot{y}$ .

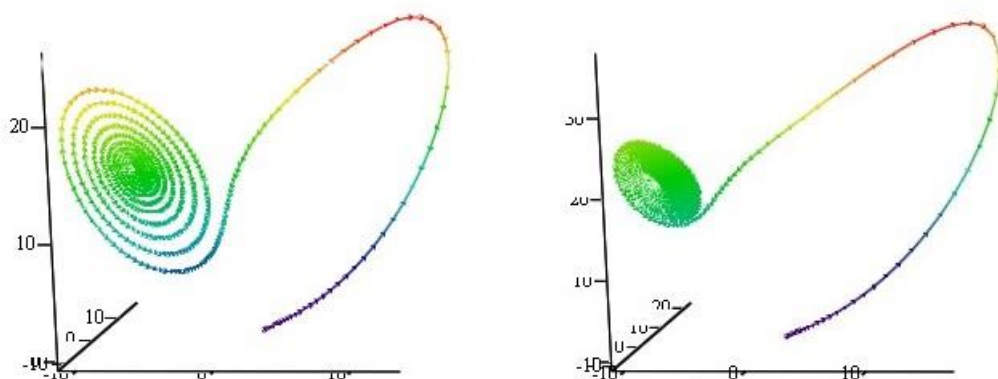


Joonis 4. Lorenzi mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $z$  ja  $\dot{z}$ .

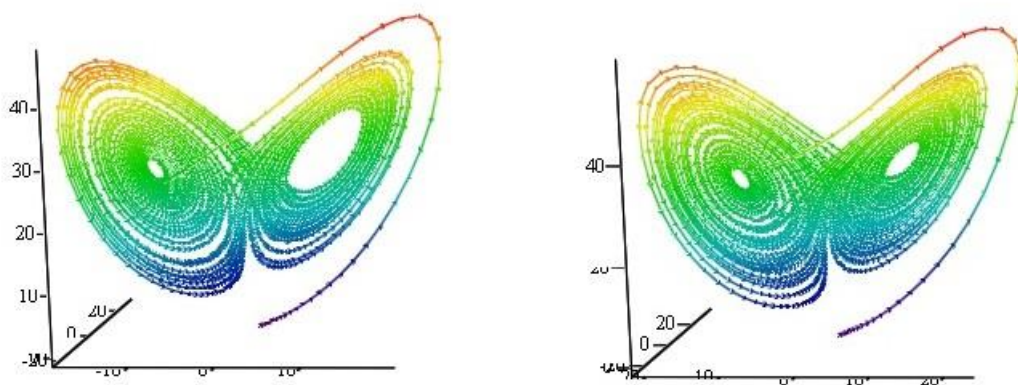


Joonis 5. Lorenzi mudeli tundlikkuse analüüsi graafik.

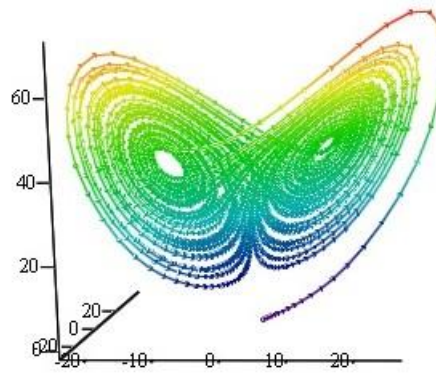




Joonis 6. Lorenzi süsteemi joonis  $R = 16$  (vasakul) ja  $R = 22$  (paremal) korral.



Joonis 7. Lorenzi süsteemi joonis  $R = 28$  (vasakul) ja  $R = 34$  (paremal) korral.



Joonis 8. Lorenzi süsteemi joonis  $R = 40$  korral.

### 1.3 Rössleri süsteem

Rössleri süsteem esitati O.E. Rössleri poolt aastal 1976. Rössleri süsteemi nime kannab võrrandisüsteem kujul

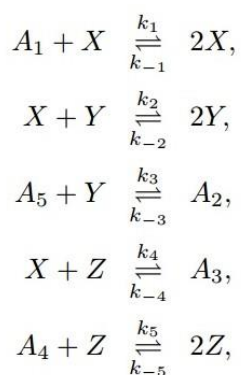
$$\begin{aligned}\dot{x} &= -y - z, \\ \dot{y} &= x + ay, \\ \dot{z} &= b + zx - cz,\end{aligned}\tag{2}$$

kus  $a$ ,  $b$  ja  $c$  on konstandid ja ainus mittelineaarne liige on kolmandas võrrandis asuv  $zx$ .

Võrrandite (2) juurde jõudis O.E. Rössler teatud keemiliste reaktsioonide uurimise käigus 1976. aastal. Rössleri võrrandid on mõnevõrra lihtsamad Lorenzi võrranditest, kuna mittelineaarsus esineb vaid ühes liikmes.

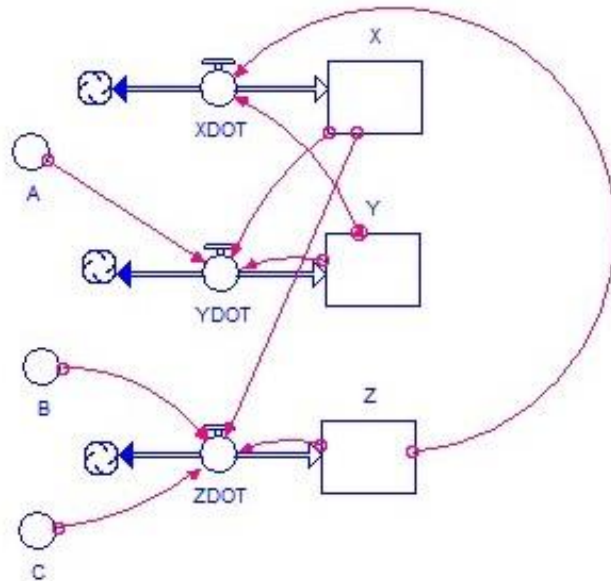
See süsteem on lihtsaim kaose tekkimise jaoks vähemalt kolmel põhjusel: selle faasiruumil on minimaalne dimensioonide arv 3; selle mittelineaarsus on minimaalne, sest seal on ainult üks mittelineaarne liige ning see süsteem genereerib kaootilise atraktori üksiku sagaraga, kontrastina Lorenzi atraktorile, millel on kaks sagarat.

Oma töös sai Rössler motivatsiooni keemilise kaose otsimisest, see tähendab „tasakaalust kaugel oleva“ keemilise kineetika kaootilist käitumist. Koos Willamowskiga pakkus Rössler välja järgneva keemilise reaktsiooni skeemi:



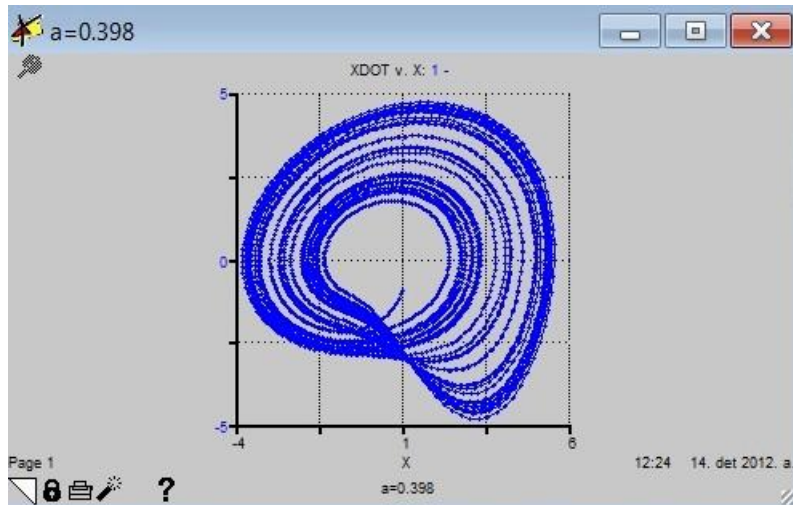
mis sisaldab kaht autokatalüütilist sammu (reaktsioonid 1 ja 5), kaasates liike  $X$  ja  $Z$ , mis on seotud ka ühe teise autokatalüütilise sammuga (reaktsioon 2), kaasates veel üht liiki  $Y$  ja kaht

edasist sammu (reaktsioonid 3 ja 4) [5]. Ainete kontsentratsioonid  $A_1, \dots, A_5$  hoitakse muutumatuena suurtes keemilistes mahutites, et säilitada süsteemi termodünaamiline tasakaal. Reaktsioonide kiiruskonstantideks on  $k_{-1}, \dots, k_5$ .

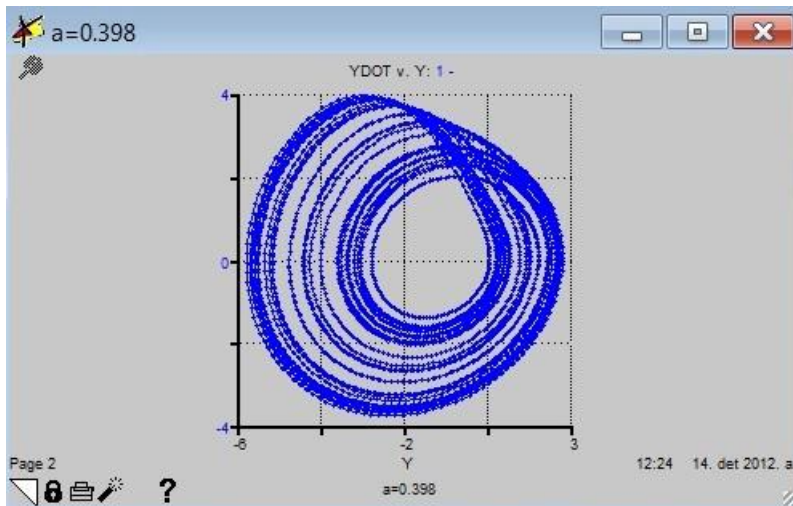


Joonis 9. Rössleri süsteemi mudel.

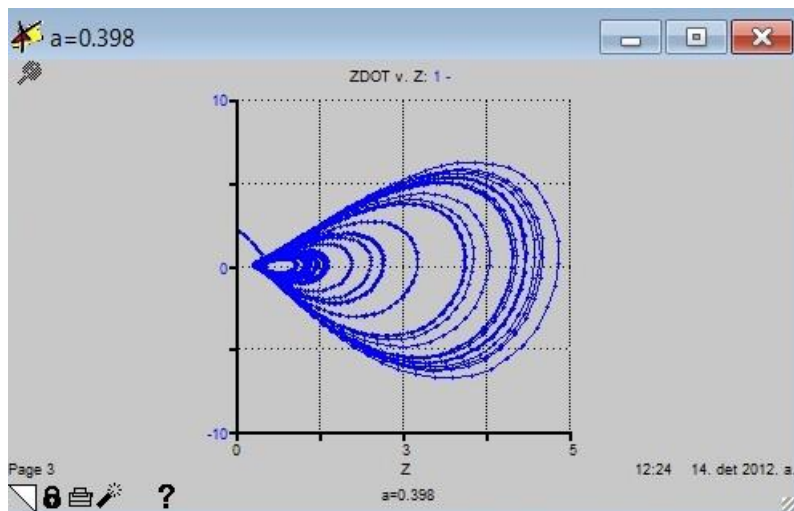
Et vaadelda süsteemi (2) käitumist, on valitud  $b = 2$  ja  $c = 4$  ning lugedes teguri  $a$  kontrollparameetriks. Mudelis (joonis 9) kasutatavad algtingimused on  $x(0) = 1$ ,  $y(0) = 1$ ,  $z(0) = 0$ . Olgu  $a = 0.398$ . Järgvatelt joonistelt (joonis 10, 11, 12) on näha, millised on tulemused sellise parameetri  $a$  valikul.



Joonis 10. Rössleri mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $x$  ja  $\dot{x}$ .

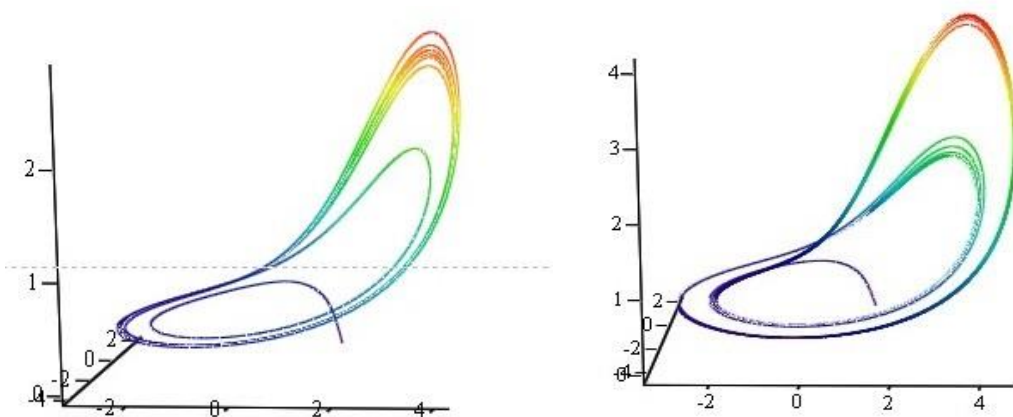


Joonis 11. Rössleri mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $y$  ja  $\dot{y}$ .

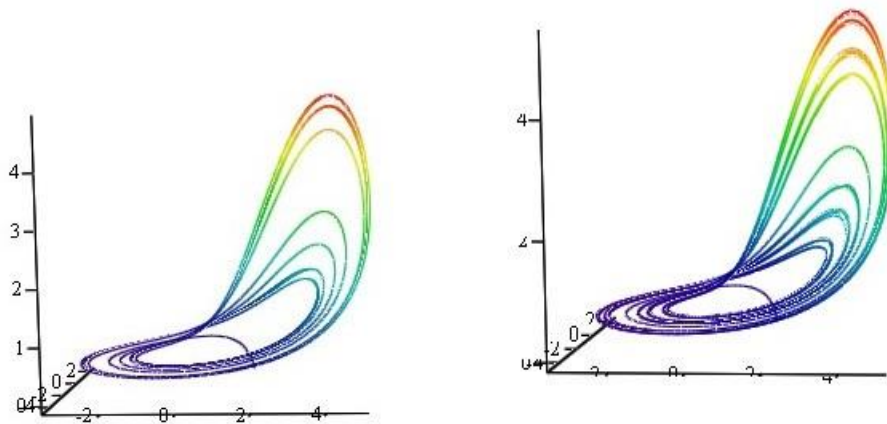


Joonis 12. Rössleri mudeli faasidiagramm, vaadelduna telgedel  $z$  ja  $\dot{z}$ .

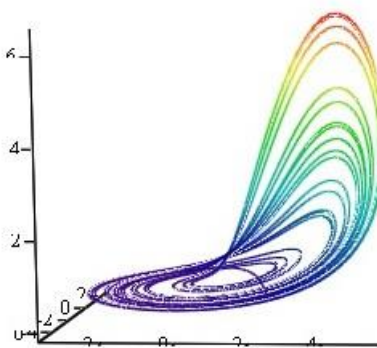
Järgevalt on esitatud mõned faasiruumi pildid kontrollparameetri erinevate väärtuste puhul (joonised 13-15). Ilmneb, et võrrandisüsteemi lahendamise võib viia lihtsa piirtsüklini ja kontrollparameetri kasvades tekib perioodi kahendumine.



Joonis 13. Rössleri süsteemi joonis  $a = 0.3$  (vasakul) ja  $a = 0.35$  (paremal) korral.



Joonis 14. Rössleri süsteemi joonis  $a = 0.375$  (vasakul) ja  $a = 0.386$  (paremal) korral.



Joonis 15. Rössleri süsteemi joonis  $a = 0.411$  korral.

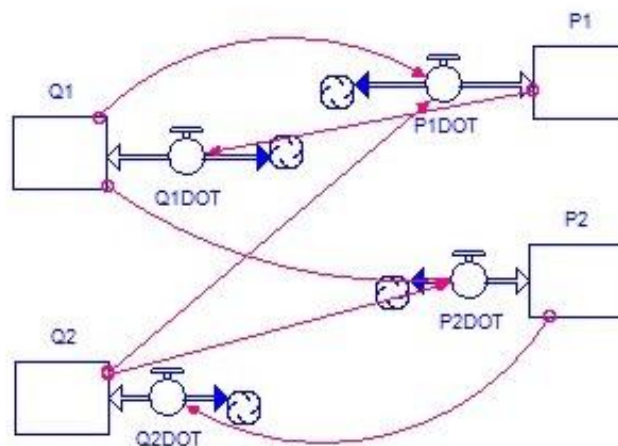
Suurema  $a$  valiku korral on näha joonistel 14 ja 15 juba kaootilist struktuuri.

## 1.4 Hénoni-Heiles'i süsteem

Mittelineaarne Hamiltoni süsteem

$$\begin{aligned} \dot{p}_1 &= -q_1 - 2q_1q_2, \\ \dot{q}_1 &= p_1, \\ \dot{p}_2 &= -q_2 - q_1^2 + q_2^2, \\ \dot{q}_2 &= p_2, \end{aligned} \tag{3}$$

kus  $p_1, p_2, q_1, q_2$  on kanoonilised muutujad.



Joonis 16. Hénoni-Heiles'i mudel

Prantsuse astronoom M. Hénon uuris galaktiliste täheparvede dünaamikat. Tema uurimisobjektiks olid kerakujulised täheparved, milles on sageli üle miljoni tähe. Astronoomide arvates on sellised täheparved ebastabiilsed: parv tõmbub kokku ja toimub gravitatsiooniline kollaps. Koos oma õpilase C. Heiles'iga koostasid nad mainitud nähtuse kirjeldamiseks ligikaudse nelja vabadusastmega mudeli ja tegid vajalikud arvutused. Töö tulemused ilmusid trükist 1962. aastal.



Hénoni-Heiles'i süsteem (3) on olnud üks kõige populaarsematest süsteemidest kaose tekkimise alguse demonstreerimiseks. Selle süsteemi lahend sõltub oluliselt valitud energianivoost ja algtingimustest. Selle süsteemi põhjal koostatud mudel on kujutatud joonisel 16.

Hénon ja Heiles tegelesid Hamiltoni funktsiooniga ehk hamiltoniaaniga, mis on skalaarne funktsioon  $H(t, q_1, q_2, \dots, q_s, p_1, p_2, \dots, p_s)$ , kus  $q_j$  ja  $p_j$  on vastavalt üldistatud koordinaadid ja impulsid. Kui hamiltoniaan ei sõltu otseselt ajast  $t$ , siis  $H = E$ , kus  $E$  on süsteemi mehaaniline energia. Nad andsid Hamiltoni funktsioonile kuju

$$H(q_1, q_2, p_1, p_2) = \frac{1}{2}(p_1^2 + p_2^2 + q_1^2 + q_2^2) + q_1^2 q_2 - \frac{1}{3} q_2^3,$$

kus  $p_1, p_2$  on impulsid ja  $q_1, q_2$  üldistatud koordinaadid. Antud kahe vabadusastmega polünoomiaalne hamiltoniaan on Hamiltoni diferentsiaalvõrrand, millel võivad olla kaootilised lahendid.

Liikumisvõrrandid on

$$\dot{p}_1 = -\frac{\partial H}{\partial q_1} = -q_1 - 2q_1 q_2,$$

$$\dot{q}_1 = \frac{\partial H}{\partial p_1} = p_1,$$

$$\dot{p}_2 = -\frac{\partial H}{\partial q_2} = -q_2 - q_1^2 + q_2^2,$$

$$\dot{q}_2 = \frac{\partial H}{\partial p_2} = p_2.$$

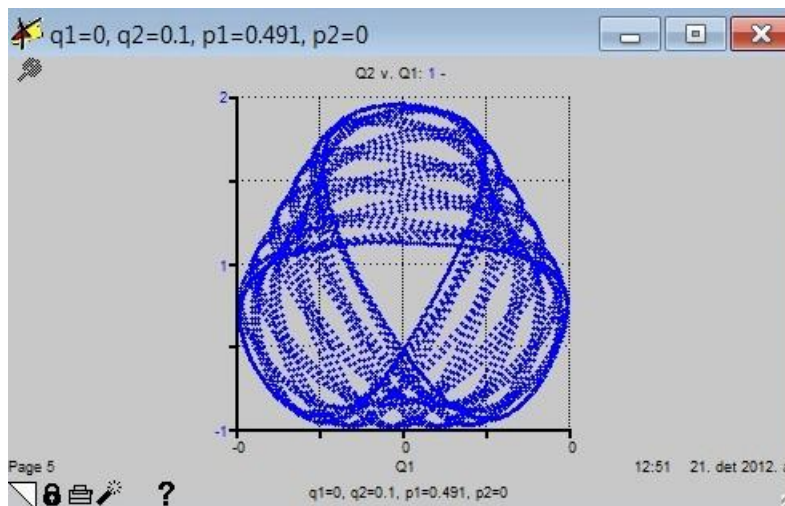
Nende integreerimiseks on tarvis teada üldistatud koordinaatide ja impulsside algväärtusi  $p_{10}, p_{20}, q_{10}, q_{20}$ . Et antud probleemi korral Hamiltoni funktsioon ei sõltu otseselt ajast, siis  $H = E$ , kus  $E$  on süsteemi kogu mehaaniline energia. Kui süsteemi energia  $E$  on ette antud, siis võib suurustest  $p_{10}, p_{20}, q_{10}, q_{20}$  valida kolm vabalt ja neljanda määrata tingimusest  $H = E$ . Faasiruum on neljadimensionaalne.

Hénoni-Heiles'i Hamiltoni süsteem ehk süsteem, mille liikumine määratakse kanooniliste võrranditega, kirjeldab tähtede liikumist ümber galaktilise keskme, oletades, et liikumine on piiratud  $xy$ -teljega. Kanoonilised võrrandid on liikumisvõrrandid kujul

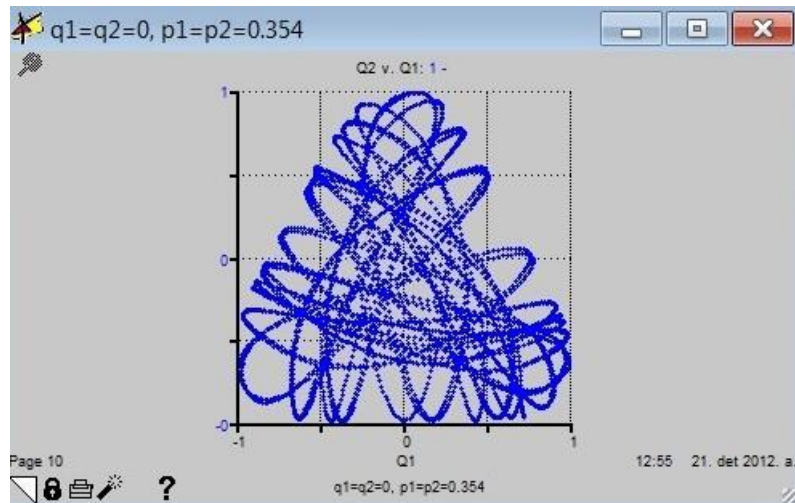
$$\dot{p}_j = -\frac{\partial H}{\partial q_j}, \quad \dot{q}_j = \frac{\partial H}{\partial p_j}, \quad (j = 1, 2, \dots, s),$$

kus  $H$  on hamiltoniaan,  $q_j$ ,  $p_j$  üldistatud koordinaadid ja impulsid,  $s$  – süsteemi vabadusastmete arv ehk vähim koordinaatide arv, mis määrab süsteemi liikumise.

Joonistel 17 ja 18 on näidatud Hénoni-Heiles'i süsteemi trajektoorid erinevate algtingimuste korral.



Joonis 17. Hénoni-Heiles'i süsteem,  $q_{10} = 0$ ,  $q_{20} = 0.1$ ,  $p_{10} = 0.491$ ,  $p_{20} = 0$ ,  $E = 1/12$ .



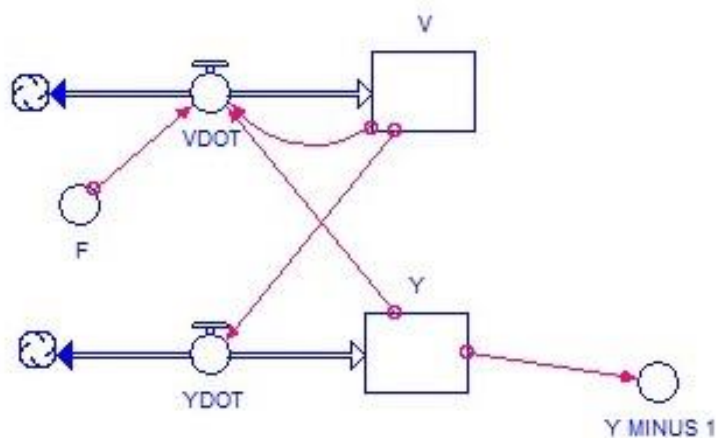
Joonis 18. Hénoni-Heiles'i süsteem,  $q_{10} = q_{20} = 0$ ,  $p_{10} = p_{20} = 0.354$ ,  $E = 1/12$ .

## 1.5 Duffingi võrrand

Teist järku mittelineaarne diferentsiaalvõrrand

$$\ddot{x} + a\dot{x} + bx + cx^3 = f\cos\omega t, \quad (4)$$

kus  $a, b, c, f$  ja  $\omega$  on parameetrid. Võeti kasutusele G. Duffingi poolt 1918. aastal mittelineaarsete võnkumiste uurimiseks.



Joonis 19. Duffingi mudel.

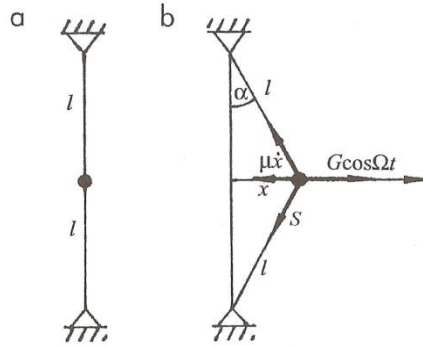
Võrrandi (4) mitmete tema erikujude omadused on tänapäeval väga põhjalikult läbi uuritud. Juhtu  $b = 0$  on uurinud jaapani teadlane Y. Ueda, seda erikuju tuntaksegi Ueda võrrandi nime all.

Olgu antud elastne keel pikkusega  $2l$ , mis on pingutatud kahe fikseeritud toe vahele. Algtõmme olgu  $S_0$ , keele keskele on kinnitatud kuulike massiga  $m$  ja keele omamassi ei arvestata. Kuulikesele mõjub rõhtsuunaline perioodiline jõud  $G \cos\omega t$ , mille tagajärjel kuulike viiakse algasendist välja kauguse  $x$  võrra. Keele tõmme uues asendis olgu  $S$ . Hooke'i seaduse kohaselt

$$S = S_0 + EF \frac{\Delta l}{l},$$

kus  $E$  on elastsusmoodul,  $F$  keele ristlõike pindala,  $\Delta l$  – poole keelepikkuse  $l$  pikenemine deformatsiooni tõttu. Kuulile mõjugu keskkonnatakistus  $\mu\dot{x}$ . Joonise 20 b kohaselt

$$\Delta l = \sqrt{l^2 + x^2} - l = l \left[ \sqrt{1 + \frac{x^2}{l^2}} - 1 \right].$$



Joonis 20. Pingutatud keele ristvõnkumised [4].

Et  $x \ll l$ , siis ligikaudset valemit  $\sqrt{1 + \alpha} = 1 + \alpha/2$  kasutades avalduvad  $\Delta l = x^2/(2l)$  ja

$$S = S_0 + 0,5EF \frac{x^2}{l}.$$

Lähtudes Newtoni teisest seadusest ja projekteerides kõik jõud  $x$  –teljele

$$m\ddot{x} = -\mu\dot{x} - 2S\cos\alpha + G\cos\omega t.$$

Et  $\cos\alpha = x/l$ , siis  $S$  avaldist arvestades

$$m\ddot{x} = -\mu\dot{x} - 2\frac{S_0}{l}x - \frac{EF}{l^3}x^3 + G\cos\omega t.$$

Sellise võrrandi tuletas 1918. a. Müncheni ülikooli professor G. Duffing.

Tähistades lühiduse mõttes

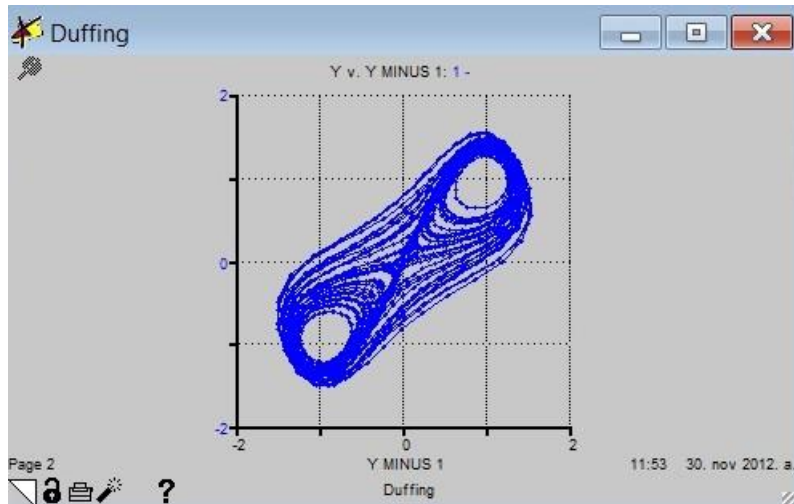
$$a = \frac{\mu}{m}, \quad b = 2 \frac{S_0}{ml}, \quad c = \frac{EF}{l^3}, \quad f = \frac{G}{m},$$

tulemuseks on Duffingi võrrandi kujul (4).

Võrrandist mudeli (joonis 19) koostamiseks võrrandi järgu alandamiseks on tehtud järgmised asendused:

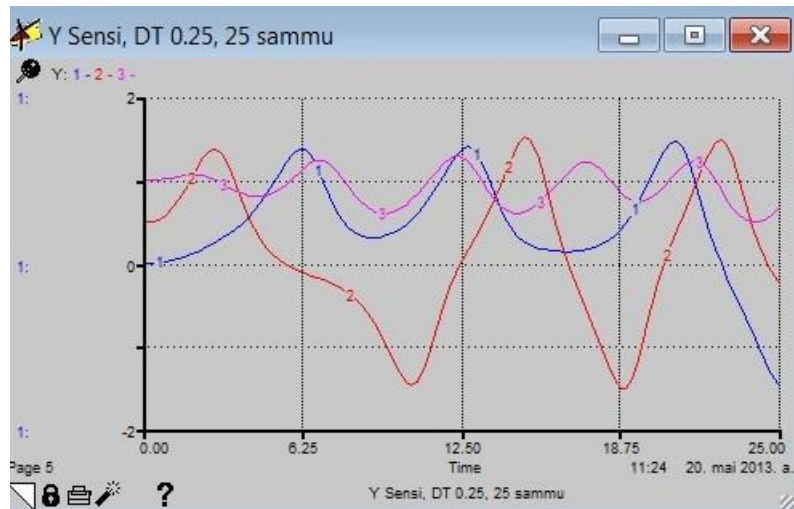
$$\dot{x} = v, \\ \dot{v} = -\frac{v}{3} + x - x^3 + f \cos(t).$$

Mudelis on kasutatud järgnevaid tähistusi:  $x \doteq Y, \dot{x} \doteq YDOT$ . Konstant  $F = 0.1$  ning mudelis on kasutatud ka juhtimismuutujat  $Y\_MINUS\_1$ , mis väljendab  $Y$  väärtust eelmisel ajamomendil. Mudeli käivitamisel algtingimuste  $v(0) = 0, y(0) = 0$  korral tekkiv graafik on näha joonisel 21.

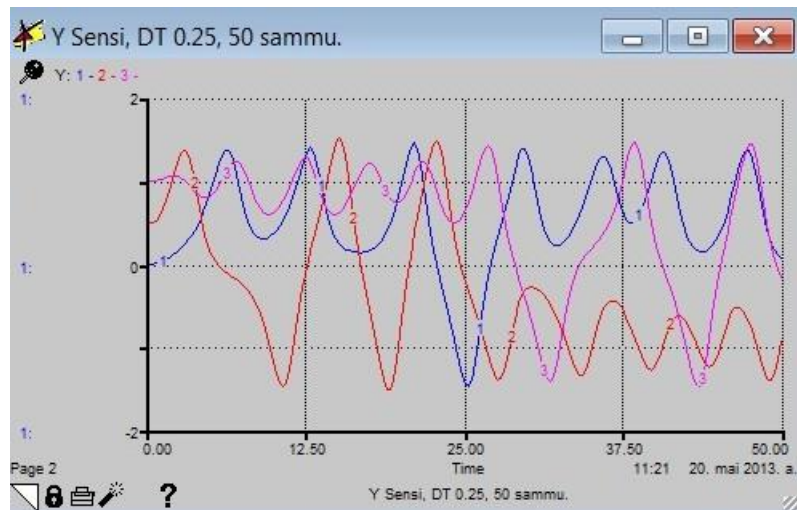


Joonis 21. Duffingi mudelis tekkiv joonis.

Antud mudeli tundlikkuse analüüs (joonised 22 ja 23), kasutades erinevaid algtingimusi, näitab, et suurema algtingimuse korral võib realiseeruda väiksema amplituudiga sundvõnkumine võrreldes väiksema algtingimusega. Tundlikkuse analüüsis on võetud  $Y(0)$  väärtusteks vastavalt 0, 0.5 ja 1.



Joonis 22. Duffingi mudeli tundlikkuse analüüsi graafik 25 ajasammuga.



Joonis 23. Duffingi mudeli tundlikkuse analüüsi graafik 50 ajasammuga.

## 2 Geneetika mudelid

Tänapäeval on geneetika tunginud pea kõigisse loodusteadustesse ja mitte ainult. Geneetika küsimused seostuvad ühiskonna probleemide ja huvidega. Pärilikkuse ja muutlikkuse küsimustele on nüüdisajal leitud juba küllalt arusaadavaid ja üheseid vastuseid. Samas on need vastused hakanud muutma mitte ainult meie enda mõtlemist, vaid ka inimühiskonda tervikuna [2]. Antud peatüki alguses on geneetika tähtsamate mõistete selgitused, et see peatükk oleks lihtsamini mõistetav. Mõistete selgitused on pärit allikatest [2] ja [6]. Mudelid ja tekst põhinevad õpikul Dynamic Modeling [1].

### 2.1 Tähtsamad mõisted

Alleel – geeniteisend, geeni esinemisvorm; üks kahest või mitmest alternatiivsest geenivariandist, mis asuvad populatsiooni isendite homoloogiliste kromosoomide samas lookuses ja toimivad sama tunnuse kujunemisele (tekitades selle eri vorme või avaldumisastmeid).

Diploidsus – liigiomase kromosoomikomplekti kahekordsus indiviidi (raku) kromosoomistikus ( $2x$ ).

Dünaamiline tasakaal – mingit tüüpi evolutsioonijõud võivad toimida vastassuunaliselt, nii et lõppkokkuvõttes alleelisagedused põlvkondades ei muutu.

Fenotüüp – organismi vaadeldavad tunnused, mis on määratud tema genotüübi ja keskkonnategurite koostoimes.

Geenifond – e. genofond, populatsiooni kõigi isendite genotüüpides olevate geenide (alleelide) ja muude geneetiliste elementide kogum. Geenifondi iseloomustab iga geeni puhul olemasolevate alleelide arv ja nende sagedused ning vastava geeni suhtes võimalike genotüüpide arv ja nende sagedused.

Genotüüp – 1) indiviidi (või raku) kogu geneetiline informatsioon, mis koostoimes keskkonna-tingimustega määrab tema fenotüübi. 2) indiviidi (raku) geneetiliste lookuste alleelne koosseis.



Hardy–Weinbergi seadus – e. populatsiooni geneetilise tasakaalu seadus e. populatsiooni-geneetika põhiseadus. Suures isoleeritud panmiktilises populatsioonis, milles ei toimi mutagenees ega valik, säilivad alleeli- ja genotüübisagedused põlvkonniti muutumatutena, kusjuures genotüübisagedused on määratud alleelisagedustest ruutseose kaudu. Kui lihtsaima mudelina vaadelda üht lookust, mille alleelide A ja a sagedused geenifondis on vastavalt  $p$  ja  $q$ , siis väljendab seost alleelisageduste ja genotüübisageduste vahel võrrand:  $[p(A) + q(a)]^2 = p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa) = 1$ . Populatsioon, kus kehtib see Hardy–Weinbergi võrrand, on geneetilise tasakaalu seisundis ja püsib selles, kuni mingi geneetilise dünaamika tegur (evolutsioonitegur) ei põhjusta muutusi. Tuleb rõhutada, et see seadus postuleerib kahte asjaolu: 1) alleeli- ja genotüübisageduste püsivust; 2) genotüübisageduste tasakaalulisust. Need näitajad võivad teatud juhtudel teineteisest sõltumatult muutuda. Hardy–Weinbergi seadus on populatsiooni geneetilise staatika ja dünaamika (mikroevolutsiooni) kirjeldamise ja prognoosimise alus.

Heterosügootsus – diploidse indiviidi genotüübi seisund, kus homoloogiliste kromosoomide samas lookuses (või mitmes vaatlusaluses lookuses) asuvad erinevad alleelid (nt.  $Aa$ ). Vastandub homosügootsusele, mille puhul neis lookustes on identsed alleelid (nt.  $AA$  või  $aa$ ). Heterosügootse genotüübiga indiviidi nim. heterosügootiks, homosügootset homosügootiks.

Homoloogilised kromosoomid – paarilised kromosoomid liigi kromosoomistikus, mis on oma suuruselt, kujult ja geenidelt sarnased. Üks homoloogidest on pärit isalt, teine emalt.

Inbriiding – sugulasristamine ehk sugulastevahelised ristamised.

Juhuslik geenitriiv – alleelisageduste muutus väikese ristuva populatsiooni põlvkondades juhuslike kõrvalekallete tõttu.

Kohasus – valikuväärtus. Kindla genotüübiga isendite edukate järglaste arv, võrreldes ja väljendades suhtena populatsiooni keskmisse või populatsiooni muude genotüüpidega isendite järglaskonda.

Lookus – kindel koht kromosoomis, kus asub geen (üks tema alleelidest).

Mutagenees – mutatsioonide tekke protsess, spontaanne või indutseeritud. Mutageneesi intensiivsus oleneb organismi geneetilistest omadustest või välistest teguritest (mutageenidest).

Mutatsioon – indiviidi (raku, organelli, viiruse) geneetilise struktuuri (geeni, kromosoomi, genoomi) muutus, mis pärandub tütarraakkudele või ka järglaspõlvkonna indiviididele ja põhjustab sageli muutunud fenotüübiga raku/indiviidi (mutandi) tekke. Suur osa mutatsioonide on organismidele kahjulikud (sh. letaalsed), kuid on ka palju neutraalseid ja isegi kasulikke mutatsioone (mutatsiooni adaptiivväärtus võib oleneda organismi elukeskkonnast).

Panmiksia – juhuslik ristumine populatsioonis. Populatsioonile omane ristumissüsteem, kus iga indiviid võib paaruda mis tahes genotüüpi omava vastassoost indiviidiga ning erinevate genotüüpidega indiviidide ristumiste sagedus oleneb ainult nende sagedusest populatsioonis (st. on juhuslik sündmus). Panmiksist hinnatakse tavaliselt üksikute lookuste suhtes eraldi. Kui populatsioonis on mingi autosoomse lookuse järgi kolm genotüüpi  $AA, Aa, aa$  sagedustega vastavalt  $D, H$  ja  $R$ , siis on panmiksise puhul 6 erinevat ristumistüüpi sagedustega  $(D + H + R)^2 = D^2 + H^2 + R^2 + 2DH + 2DR + 2HR$ .

Puhastuselekttsioon – kuivõrd mutatsioonid on üldjuhul organismile kahjulikud, siis populatsioonist kõrvaldatakse enamik uudikmutatsioone. Seetõttu on vaadeldav mutatsioonisagedus populatsioonis eeldatavast märksa madalam.

Tasakaalustatud selektsioon ehk heterosügootieelistus – tuntuimaks dünaamilise tasakaalu näiteks on juht, kus selektsioonil eelistatakse heterosügooti.

Uudikmutatsioon – kasvajate teket põhjustavatest mutatsioonidest on pool uudikmutatsioonid, olles isikupäraselt unikaalsed.

Üledomineerimine – tingimus, kus heterosügootid on eelistatud, võrreldes mõlema homosügootiga.

## 2.2 Heterosügootsus ja haigustele vastuseis

Geeniteooriat rakendatakse tänapäeval kahel põhilisel eesmärgil: loomade ja taimede tõuaretuses põllumajanduses ja looduskaitstes. Tõuaretuse mõistes on põhiline strateegia identifitseerida ja elimineerida ebasoovitavad ja kahtlust äratavad alleelid selektiivse aretuse abil. Loomade ja taimede tundlikkus võib olla kas konkreetse haiguse vastu või ilmneb see kui struktuuriline probleem nagu näiteks maisitaimede nõrgad juured.

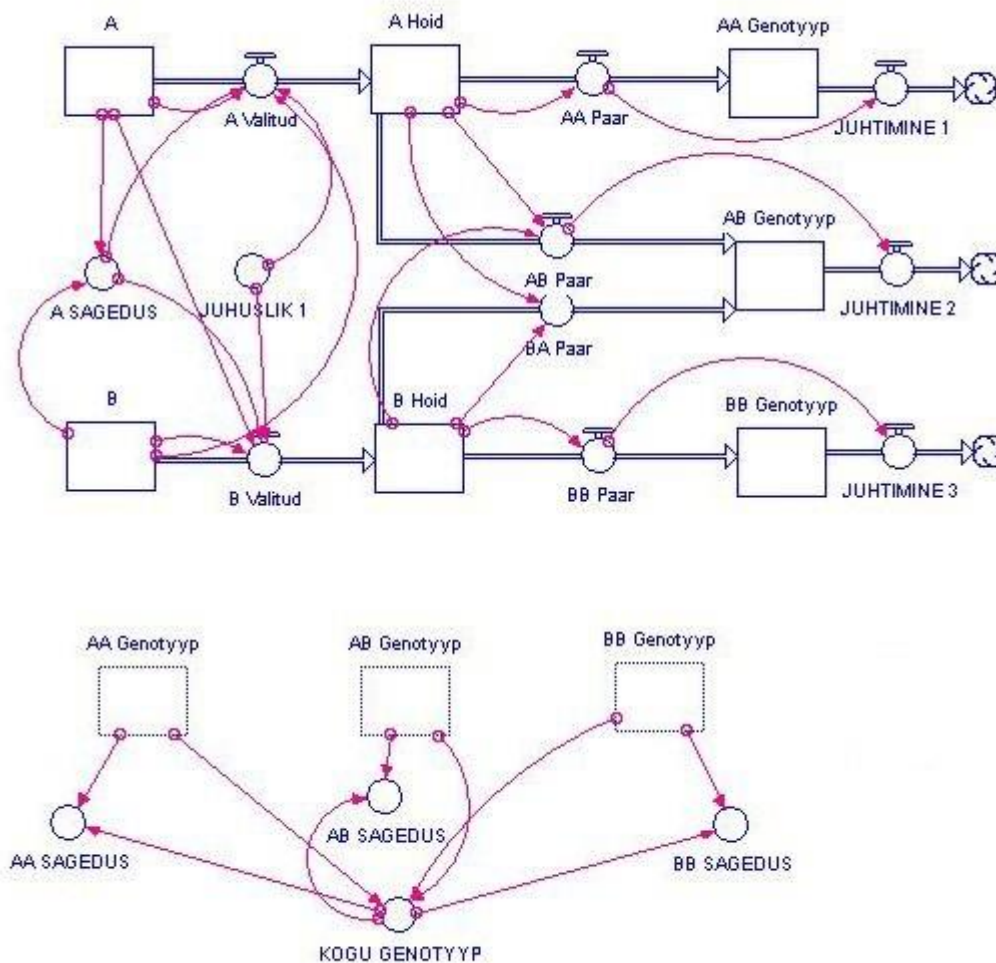
Konkreetsete alleelide valik põllumajanduslikul otstarbel võib vähendada tundlikkust konkreetse haiguse vastu või ületada mõnda struktuurilist puudust. Siiski, selline valimisprotsess võib samuti tähendada mõne alleeli kaotust, mis oli vajalik mõne teise probleemiga toimetulekuks. Selektiivne aretus võib seega vähendada tundlikkust ühe probleemi suhtes, kuid eemaldada isendite oskuse mõne teise probleemiga hakkama saada. Looduskaitse bioloogid näevad seda rada kui noateral kõndimist ning võtavad täpselt vastupidise tee. Nad tahavad maksimiseerida alleelide mitmekesisust loomakarjades või taimede kasvukohtades.

Eristatakse kaks alleeli,  $A$  ja  $B$ . Oletatakse, et kogu populatsioonis on pooled  $AA$  – ja pooled  $BB$  – tüüpi isendid. Seejärel oletatakse, et seda populatsiooni tabas mingisugune haigus ja hävitas  $AA$  – isendid. Pool populatsiooni geneetilisest ajaloost oleks kadunud. Seesama haigus poleks populatsiooni nii tugevalt mõjutanud, kui populatsioon oleks sisaldanud ka  $AB$  – tüüpi isendeid, niinimetatud heterosügootide. Heterosügootsus mitte ainult ei suurenda populatsiooni võimet toime tulla mitmesuguste keskkonnamõjudega nagu näiteks haigustega, vaid populatsioon on ka geneetiliselt kohanemisvõimelisem, vaatamata keskkonnaprobleemidele, kui seda on  $AA$  – või  $BB$  – populatsioonid. Heterosügootide populatsioonis säilitatakse rohkem geneetilist informatsiooni, tema loodusliku valiku ajaloo tulemusena ning seetõttu on populatsioon vähem tundlik ebasoodsatele tingimustele, mis on kehtestatud muutunud keskkonna poolt.

Looduskaitse bioloogid tahavad maksimiseerida  $AB$  – tüüpi isendite arvu, sest see suurendab populatsiooni mitmekesisust ja vastupidavust.

## 2.3 Genotüübi moodustumine kahe alleeli paaridesse jagunemisel

Antud alapeatükis modelleeritakse geneetika fundamentaalset eksperimenti, genotüübi segunemise protsessi, kui ette on antud kaks alleeli.



Joonis 1. Alleelidest genotüüpide moodustamise mudel.

Genotüübi segunemise protsessi saab kujutada kahe alleeli,  $A$  ja  $B$ , jaoks, mis valitakse suvaliselt kogumist, kus on 100  $A$  – ja 200  $B$  – alleeli. Mudeli igal ajasammul toimub ühe alleeli valimine: kokku on 300 alleeli, mistõttu kõikide paaride moodustamise protsessi koguajaks on 300 ajasammu (tegelikult on vaja 302 sammu, et moodustada kõige viimane alleelide paar). Need 300 sammu esindavad sellist generatsiooni, mis tuleneb paaride moodustamise protsessist, milles

alleelid ühinesid samaaegselt. Selles lihtsas paaride moodustamise protsessis on esimese generatsiooni lõpuks genotüübi struktuur komplekteeritud ja jääb fikseerituks kõigi järgnevate jaoks.

Kahe alleeli paarimoodustamise tulemused põhinevad Hardy–Weinbergi seadusel, mis ütleb, et genotüübi sagedused on kindlaks määratud juhuslikus kombineerumise protsessis esimeses generatsioonis. Hardy–Weinbergi seadusega on esitatud populatsioonides alleelisageduste ja genotüübisageduste vastastikused sõltuvussuhted. See printsiip võimaldab vabalt ristuvast populatsioonis ennustada genotüüpide sagedusi järglaspõlvkondades, lähtudes vanempõlvkonna alleelisagedustest. Need genotüübisagedused on  $AA$  jaoks  $p^2$ ;  $AB$  jaoks  $2pq$ ;  $BB$  jaoks  $q^2$  kus  $p$  ja  $q$  on vastavalt alleelide  $A$  ja  $B$  sagedused. Antud mudelis  $p = 100/300$  ja  $q = 200/300$ .

Genotüübi segunemise ülesandele on ka teine vaatenurk. Kui  $A$  – ja  $B$  – alleelid on võrdse esinemissagedusega, siis  $AA$  – genotüübi võimalus on 0.25. Kuna antud ülesandes on  $A$  valikuvõimalus 0.3333, siis  $AA$  – genotüübi sagedus on  $0.25 \cdot 0.3333 = 1/12$ . Siis  $AB$  sagedus on  $2 \cdot 0.25 \cdot 0.666667 = 1/3$ . Seega on  $AB$  suhteline sagedus võrreldes genotüübiga  $AA$  4 korda suurem. Selle suhte kehtivus on näha mudeli põhjal koostatud graafikult (joonis 2).

Mudeli konstrueerimiseks programmis Stella tuleb kõigepealt moodustada põhimuutujad 100  $A$  – alleeliga ning 200  $B$  – alleeliga (joonis 1). Kasutame juhuslike arvude generaatorit (muutuja *JUHUSLIK*), et valida arv 0 ja 1 vahel, et me saaks võrrelda seda  $A$  – alleeli sagedusega valimiseks allesjäänud alleelide kogumis. Tähistades  $R = \text{Random}(0,1)$ , avaldub juhtimine  $A_{valitud}$  valemiga

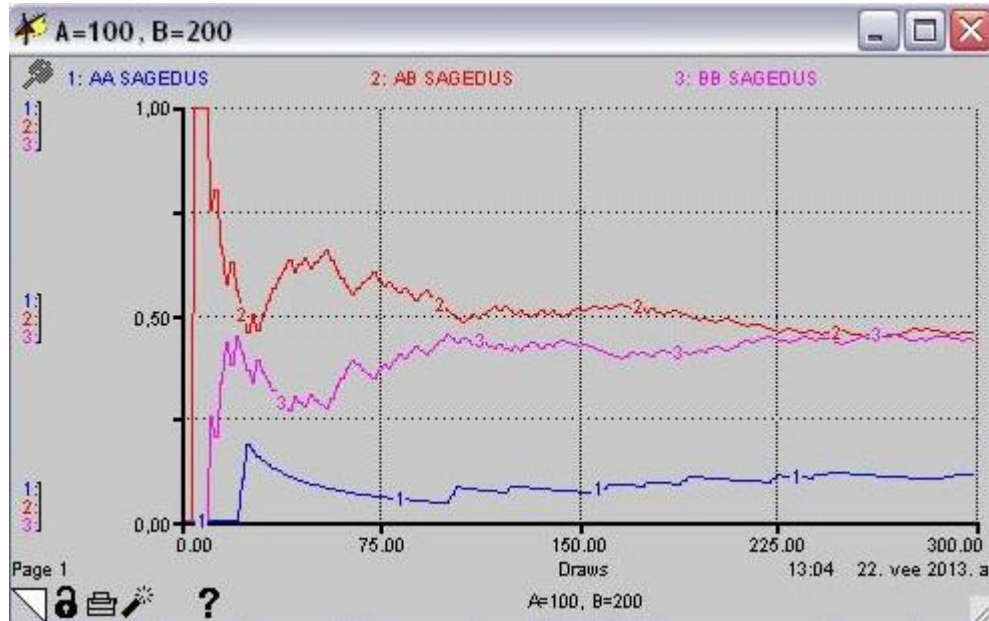
$$A_{valitud} = \begin{cases} 1, & R \leq p \\ 0, & R > p \end{cases} \quad (1)$$

ning alleel  $B$  (muutuja  $B_{valitud}$ ) saadakse analoogselt valemiga (1).  $A$  sagedus on  $A/(A + B)$ , me teeme selle jaoks nii esialgse kui ka jooksva kalkulatsiooni. Põhimuutujad  $AA_{Genotyyp}$ ,  $AB_{Genotyyp}$  ja  $BB_{Genotyyp}$  on ajahetkel 0 tühjad. Kui alleel  $A$  valitakse esimesena, säilitatakse arv 1 põhimuutujas  $A_{Hoid}$ , mis ajahetkel 0 on tühi. Kui ka järgnevalt satub valituks  $A$ , säilitatakse ka järgmine arv 1 kogumis  $A_{Hoid}$ . Juhtimismuutuja  $AA_{paar}$  kontrollib, kas põhimuutuja  $A_{Hoid}$  on jõudnud arvuni 2, ja kui on, siis tõstab  $A_{Hoid}$  sisu üle kogumisse  $AA_{Genotyyp}$ , nii et kogumisse

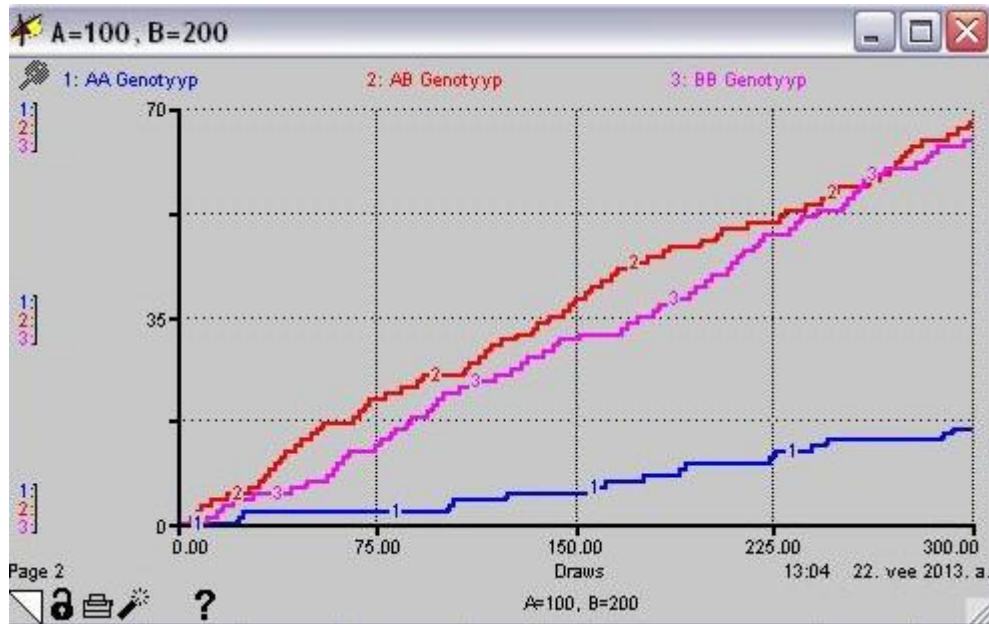
$A_{Hoid}$  jääb arv 0 ja kogumisse  $AA_{Genotyyp}$  jääb arv 2. Sarnaselt toimivad ka  $AB_{Paar}$ ,  $BA_{Paar}$  ja  $BB_{Paar}$ . Kuna genotüüpide arv on võrdne alleelide paaride arvuga, peab lahutama arvu 1 kogumist  $AA_{Genotyyp}$  iga kord, kui juhtimismuutuja  $AA_{Paar}$  tõstab  $A_{Hoid}$  sisu kogumisse  $AA_{Genotyyp}$ . Kui aga alleeli  $A$  asemel on valitud teiseks alleeliks hoopis  $B$ , siis saadetakse arv 1 juhtimise  $B_{Valitud}$  poolt kogumisse  $B_{Hoid}$ , mis ajahetkel 0 on tühi. Siis tõstavad nii juhtimismuutuja  $AB_{Paar}$  kui ka  $BA_{Paar}$  arvu 1 kogumisse  $AB_{Genotyyp}$ . Juhtimine  $JUHTIMINE_2$  eemaldab arvu 1 kogumist  $AB_{Genotyyp}$ . Samad sammud, mis toimuvad  $A_{Hoid}$  protsessi jaoks, toimuvad ka  $B_{Hoid}$  protsessi jaoks. Juhtimismuutuja  $AA_{Sagedus}$  avaldub valemiga

$$AA_{Sagedus} = \frac{AA_{Genotyyp}}{KOGU_{GENOTYYP}}, \quad AA_{Genotyyp} > 0. \quad (2)$$

Juhtimismuutujate  $AB_{Sagedus}$  ja  $BB_{Sagedus}$  korral on tehe analoogne valemiga (2). Kogum  $KOGU_{GENOTYYP}$  koosneb kogumike  $AA_{Genotyyp}$ ,  $AB_{Genotyyp}$  ja  $BB_{Genotyyp}$  summast.



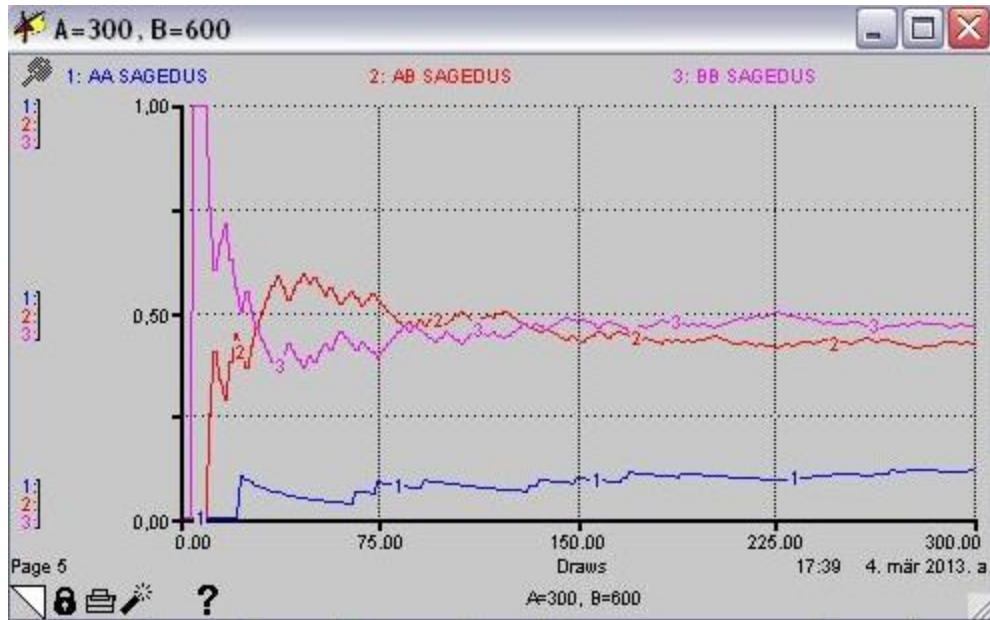
Joonis 2. Moodustunud genotüüpide sagedused algandmete puhul.



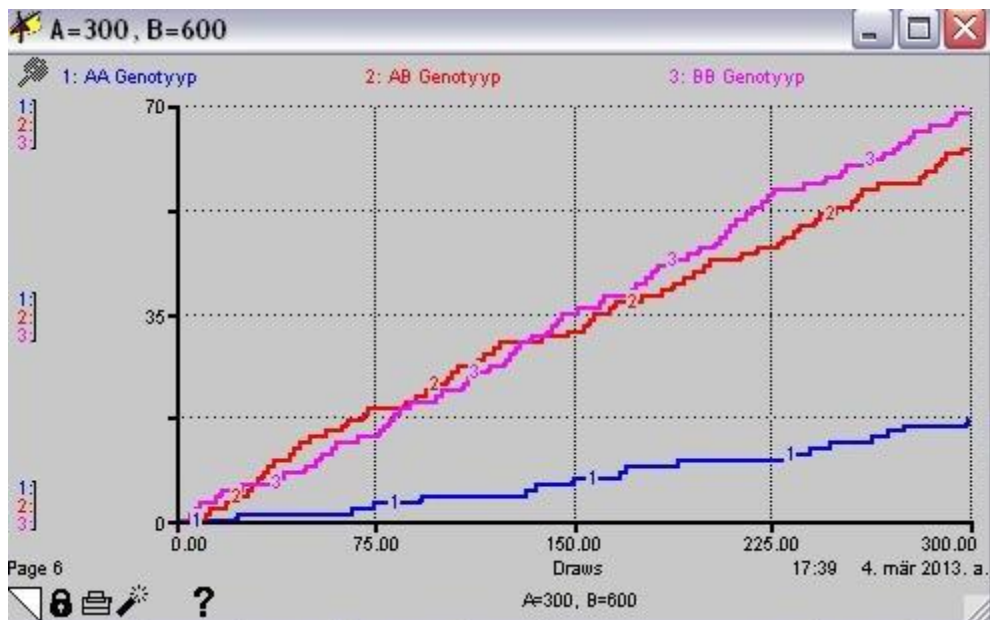
Joonis 3. Moodustunud genotüüpide arv algandmete puhul.

Kogust, kus on 300 alleeli, on võimalik saada 150 genotüüpi, seega Hardy–Weinbergi seaduse järgi peaks lõpuks olema  $0.3333 \cdot 0.3333 \cdot 150 \approx 16.7$  AA – genotüüpi,  $2 \cdot 0.3333 \cdot 0.666667 \cdot 150 \approx 66.7$  AB – genotüüpi ja lõpuks  $0.666667 \cdot 0.666667 \cdot 150 \approx 66.7$  BB – genotüüpi. Võrreldes seaduses öeldut mudelis saadud graafikuga (joonis 2), on näha, et graafikul olevad andmed on ligilähedased ennustatud andmetele. Joonisel 3 on kujutatud moodustunud genotüüpide arvud.

Jättes sageduse samaks, kuid kolmekordistades alleelide kogust (joonis 4, joonis 5), on näha, et saadud tulemus jääb siiski lähedale Hardy–Weinbergi seadusest järeldatule. Seega, olenemata sellest kui mitu korda alleelide kogust suurendada, tulemused jäävad siiski kooskõlla Hardy–Weinbergi seadusega. Tulemused võivad erineda vaid juhul, kui muuta alleelide omavahelist suhet (näiteks võttes  $A = 100$ ,  $B = 200$  asemel  $A = B = 150$ ).



Joonis 4. Moodustunud genotüüpide sagedused, kui  $A = 300$  ja  $B = 600$ .



Joonis 5. Moodustunud genotüüpide arv, kui  $A = 300$  ja  $B = 600$ .

Väga suures populatsioonis on alleelide sagedused konstantsed ning isendite arv, kus mõlemad alleelid on esindatud, on  $2pq$ . Väikeses piiratud suurusega ( $N$ ) populatsioonis muutuvad alleelisagedused aga juhusliku geenitriivi tõttu. Sel juhul muutub ka heterosügootide sagedus,



mida väljendab populatsiooni heterosügootsus ehk  $H$ . Ühes põlvkonnas toimuv heterosügootide sageduse muutus ( $H'$ ) on järgmine:

$$H' = \left(1 - \frac{1}{2}N\right)^t H, \quad (3)$$

kus  $N$  on populatsiooni efektiivne suurus ja  $H$  - populatsiooni heterosügootsus.

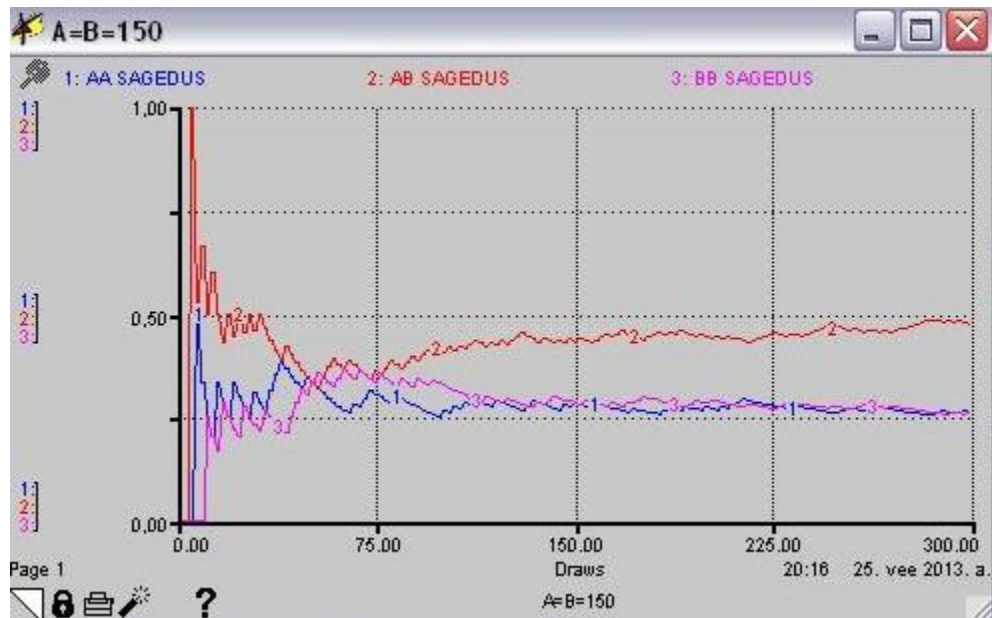
Valem (3) näitab, et ühe põlvkonna jooksul põhjustatakse juhusliku geenitriivi toimel heterosügootsuse alanemine sõltuvalt faktorist  $1/2 N$ . Üldjuhul alaneb põlvkondade  $t$  jooksul heterosügootsus järgmiselt:

$$H_t = (1 - \frac{1}{2}N)^t H.$$

Kui heterosügootsus langeb nulli, siis kaotab populatsioon oma geneetilise muutlikkuse. Heterosügootsuse alanemisel on kriitiline populatsiooni suurus, sest väikestes populatsioonides on toimimine palju kiirem. Juhusliku geenitriivi mõju on selgelt näidatud inimpopulatsioonidel. Ilusaks näiteks on Pitcairni saarte lugu. Nimelt rändasid 1790. aastal Briti laevalt *H.M.S Bounty* pärit 9 mässajat ja Tahiti saarelt pärit 8 polüneeslast (neist vaid 2 naist) asustamata saarele 1350 miili Tahitist. Praegu elab sel saarel ca 50 inimest, kes kõik on esmaasustajate järglased. On leitud, et inbriidingu tõttu on selle populatsiooni heterosügootsus vähenenud 25%. Geenitriiv viib aja jooksul alati populatsiooni heterogeensuse vähenemisele, kuni kinnitub üks alleel (sagedus 100%).

Hardy–Weinbergi seaduspärasused alleeli-ja genotüübisageduste kohta realiseeruvad ideaalsetes populatsioonides. Geenitriiv, migratsioon ja mutatsioonid, mis toimivad aga paratamatult ja pea igal ajal, püüavad muuta populatsiooni geneetilist struktuuri. Spetsiifilised, eritüüpi evolutsioonijõud võivad seevastu toimida vastupidi - nii, et säiliks populatsiooni dünaamiline tasakaal, s.t. et lõppkokkuvõttes alleelisagedused põlvkondades ei muutuks. Selline tasakaaluseisund erineb fundamentaalselt Hardy–Weinbergi tasakaaluseisundist. Dünaamiline populatsioon püüdleb erisuunalistele muutustele, mis teineteist tasakaalustades annavad tulemusena olemasoleva populatsiooni tasakaalu, s.t. populatsioon käitub kui staatiline populatsioon.

Tuntuimaks dünaamilise tasakaalu näiteks on juhtum, kus valik eelistab heterosügootide (joonis 6, joonis 7). Seda nähtust nimetatakse tasakaalustavaks selektsiooniks ehk heterosügootide eelistuseks. Kui võtame heterosügootide kohasuse võrdseks ühega, siis on mõlema homosügooti kohasus väiksem kui 1, dominantidel  $1 - s$  ja retsessiividel  $1 - t$ . Kirjeldatud nähtust nimetatakse ka üledomineerimiseks. Heterosügootide eelistuse korral püüab valik kõrvaldada nii  $A$  – kui ka  $B$  – alleeli.



Joonis 6. Moodustunud genotüüpide sagedused, kui  $A = B = 150$ .

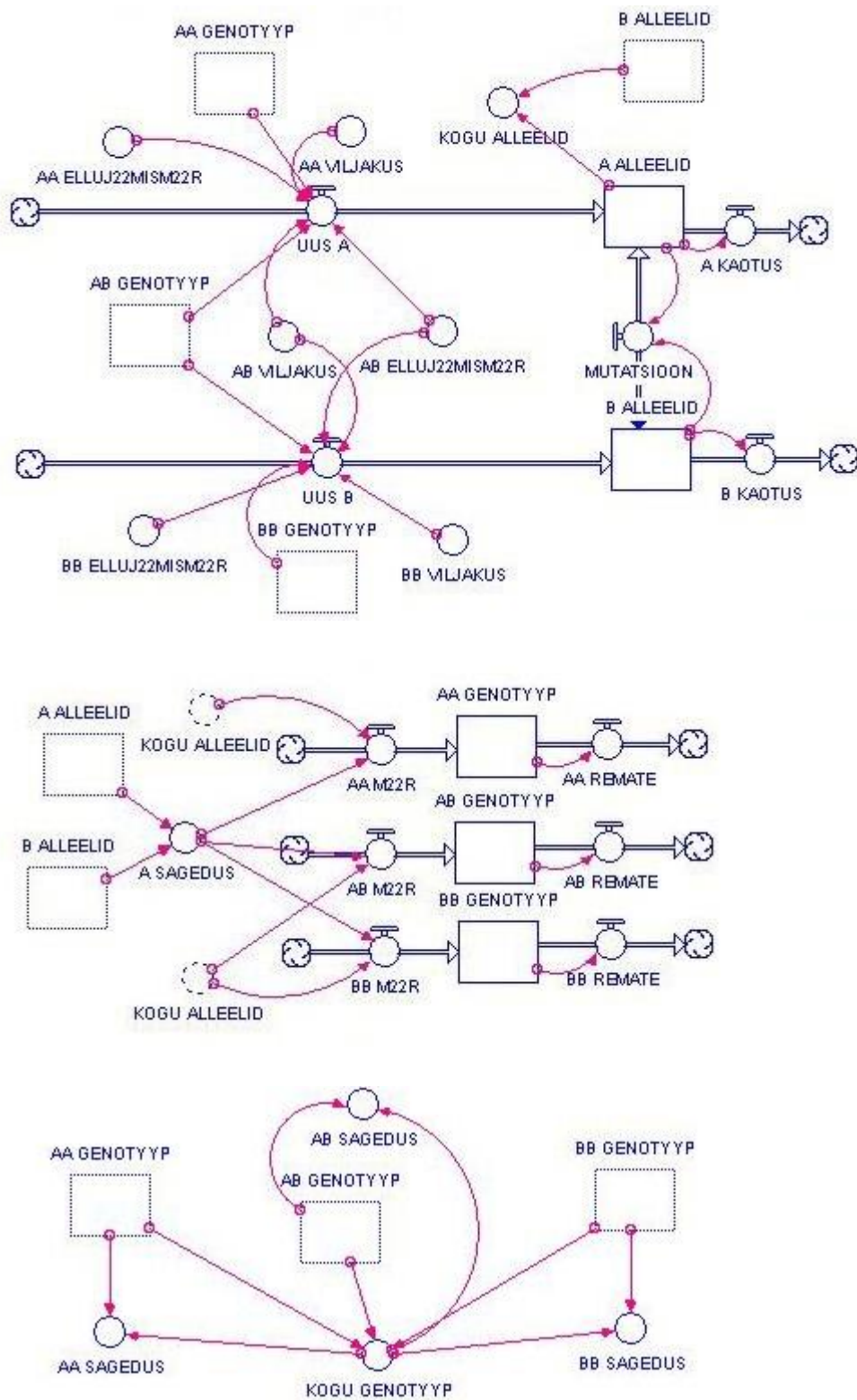


Joonis 7. Moodustunud genotüüpide arv, kui  $A = B = 150$ .

## 2.4 Looduslik valik ja mutatsioon

Selles peatükis olev ülesanne on eelmise mudeli laiendus, käsitledes looduslikku valikut ja mutatsiooni. Olgu ette antud kahe alleeli,  $A$  ja  $B$ , esinemissagedus, mille eelmine mudel juhuslikult valis ja kombineeris need alleelid kolme võimalikku genotüüpi:  $AA$ ,  $AB$  ja  $BB$ , millede esinemissagedus on ennustatud Hardy–Weinbergi seaduse põhjal. Selles peatükis sisaldub seadus vahetult ning neil kolmel genotüübil lubatakse alleelideks tagasi laguneda, pärast mida iga genotüüp kogeb omaenda viljakus- ja ellujäämismäära. Igal alleelil on samuti kalduvus muteeruda teiseks tüübiks, enne kui ta rekombineerub uutesse genotüüpidesse. Ellujäämis- ja viljakusmäärad kombineeruvad, et moodustada kohasuse mõõdu, ja need kaks mõju sobituvad kokku, et anda uued genotüübisagedused.

Mudel (joonis 8) koosneb kolmest osast, kõik osad on omavahel seotud põhimuutujate koopiatega ehk „vaimude“ abil. Üks osa mudelist kalkuleerib alleelide lisamist sõltuvalt genotüüpide ellujäämismäärast ja nende viljakusest. See osa simuleerib ka mutatsiooni, mida näidatakse kui juhuslikku protsessi. Esituse lihtsuseks on lubatud mudelil vaid ühesuunaline mutatsioon (alleelist  $A$  alleeliks  $B$ ) suvalisel mudeli käivitamisel. Mudeli teine osa simuleerib paarimoodustamise protsessi, põhinedes Hardy–Weinbergi seadusel. Kolmas osa arvutab iga genotüübi sagedusi.



Joonis 8. Loodusliku valiku ja mutatsiooni mudel.

Mudelis olevad kogumid  $AA_{Genotyyp}$ ,  $AB_{Genotyyp}$  ja  $BB_{Genotyyp}$  on ajahetkel 0 tühjad. Kogumis  $A_{Alleelid}$  on algselt 100 alleeli ja kogumis  $B_{Alleelid}$  200 alleeli. Juhtimised  $AA_{M22R}$ ,  $BB_{M22R}$  ja  $AB_{M22R}$  avalduvad valemitega

$$AA_{M22R} = \frac{Kogu_{Alleelid}}{2p^2} ; BB_{M22R} = \frac{Kogu_{Alleelid}}{2(1-p)^2} ; AB_{M22R} = \frac{2Kogu_{Alleelid}}{2p(1-p)}.$$

Põhimuutuja tuletis  $AA_{Remate}$  on võrdne kogumiga  $AA_{Genotyyp}$ ,  $AB_{Remate}$  ja  $BB_{Remate}$  saadakse analoogselt. Juhtimine  $UUS_A$  avaldub valemiga

$$UUS_A = AA_{Genotyyp} \cdot AA_{Viljakus} \cdot AA_{Elluj22mism22r} + \\ + AB_{Genotyyp} \cdot AB_{Viljakus} \cdot AB_{Elluj22mism22r} , \quad (4)$$

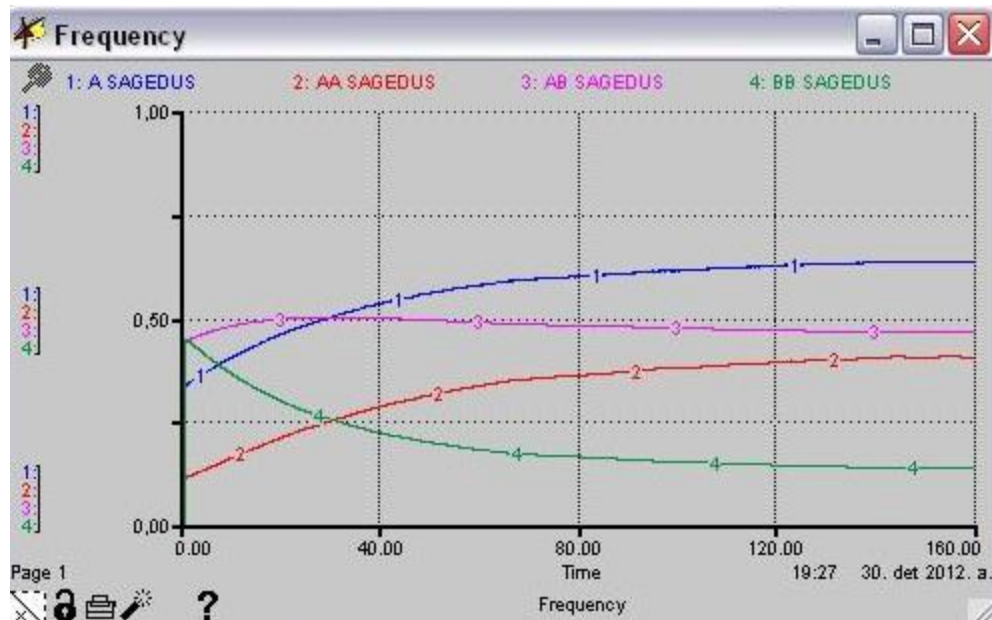
juhtimine  $UUS_B$  avaldub analoogselt valemiga (4). Tähistades  $R = Random(0,1)$ , avaldub mutatsioon  $M$  valemiga

$$M = 0.3 \cdot B_{Alleelid} \cdot R \cdot 0 + 0.03 \cdot A_{Alleelid} \cdot R.$$

Juhtimine  $A_{Kaotus}$  on võrdne kogumiga  $A_{Alleelid}$ ,  $B_{Kaotus}$  tuleb analoogselt. Kõikide genotüüpide viljakused võetakse võrdseks kahega. Juhtimismuutujad  $AA_{Elluj22mism22r}$  ja  $BB_{Elluj22mism22r}$  võrdsustatakse arvuga 0.9,  $AB_{Elluj22mism22r}$  suuruseks saab 1. Juhtimismuutujad  $A_{Sagedus} (p_A)$  ja  $AA_{Sagedus} (p_{AA})$  avalduvad valemitega

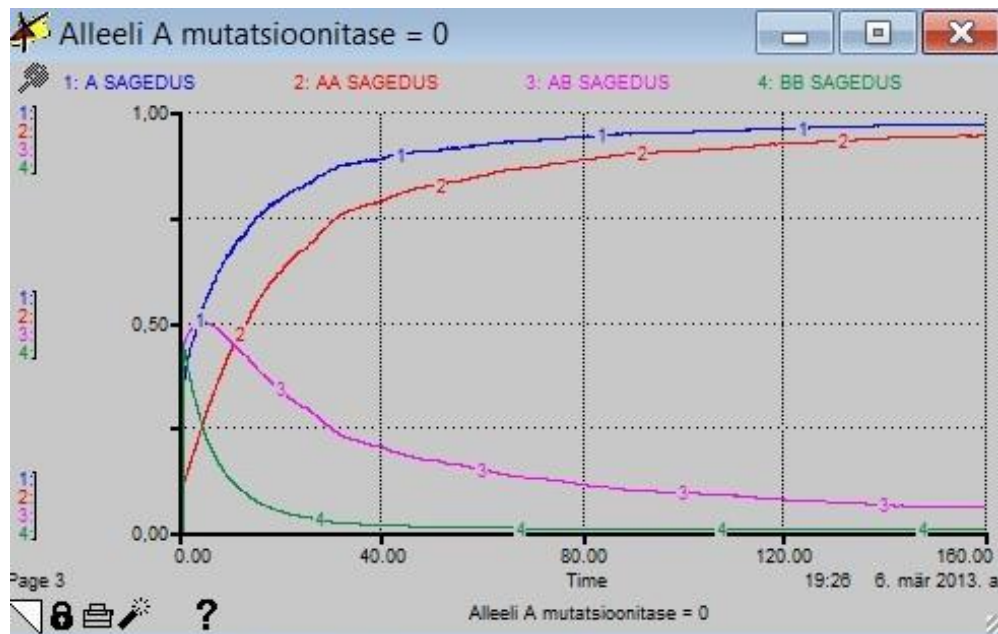
$$p_A = \frac{A_{Alleelid}}{A_{Alleelid} + B_{Alleelid}} ; p_{AA} = \frac{AA_{Genotyyp}}{Kogu_{Genotyyp}}, \quad (5)$$

juhtimismuutujad  $AB_{Sagedus}$  ja  $BB_{Sagedus}$  on analoogsed valemiga (5). Kogum  $Kogu_{Alleelid}$  koosneb kogumitest  $A_{Alleelid}$  ja  $B_{Alleelid}$ , kogum  $Kogu_{Genotyyp}$  ja  $BB_{Genotyyp}$ .

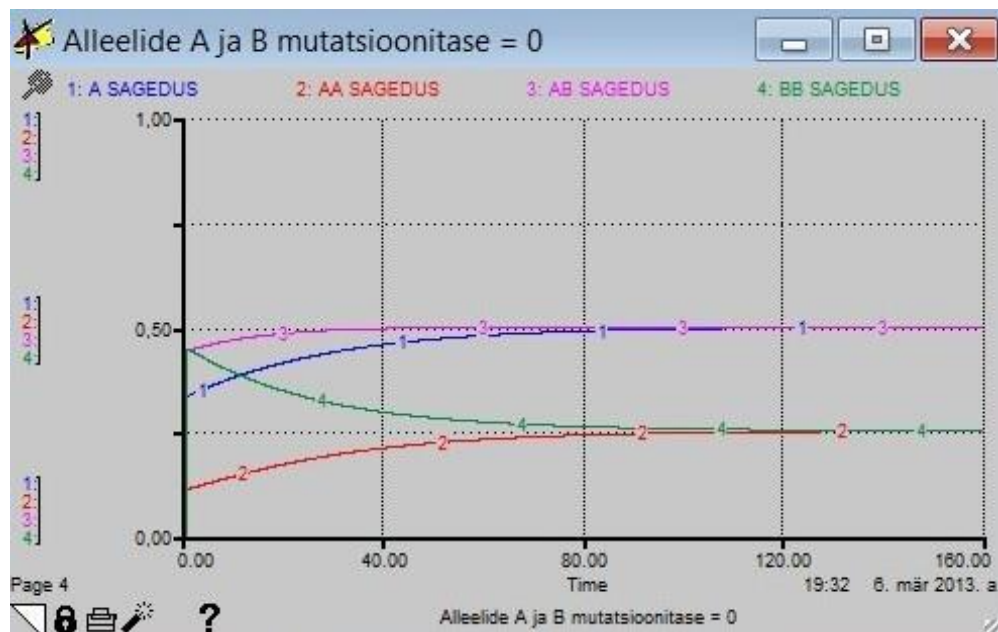


Joonis 9. Alleeli *A* ja genotüüpide sagedused.

Joonis 9 näitab suvaliselt varieeruvat *A* sagedust, mis jääb algse sageduse 0.3333 lähedusse. Kui anda mõlematele mutatsioonitasemetele väärtuseks null. On näha, et *A* on domineeriv praeguste kuue viljakuse- ja ellujäämismäära sätete juures (joonis 11). Seega, mutatsioon alleelist *A* alleeliks *B* hävitab efektiivselt *A* – alleeli domineerivuse. Joonisel 10 on ainult alleeli *A* mutatsioonitase null, alleel *B* muteerub. Sellised sätted muudavad *AB* ja *BB* sagedused väga väikeseks. Lastes muteeruda nii alleelil *A* kui alleelil *B* (joonis 12), toimub üpriski kiire muutus kõigis sagedustes ning *AB* ja *BB* sagedus läheb nulli. Viljakus- ja ellujäämismäära saab võtta ka kui ühtainsat sobivusparameetrit ja et nende parameetrite suhtelised suurused on ainsad, mis on olulised ellujääva genotüübi sageduste määratluses. Genotüübi kasvumäära hoitakse eksponentsiaalseks muutumatuna.

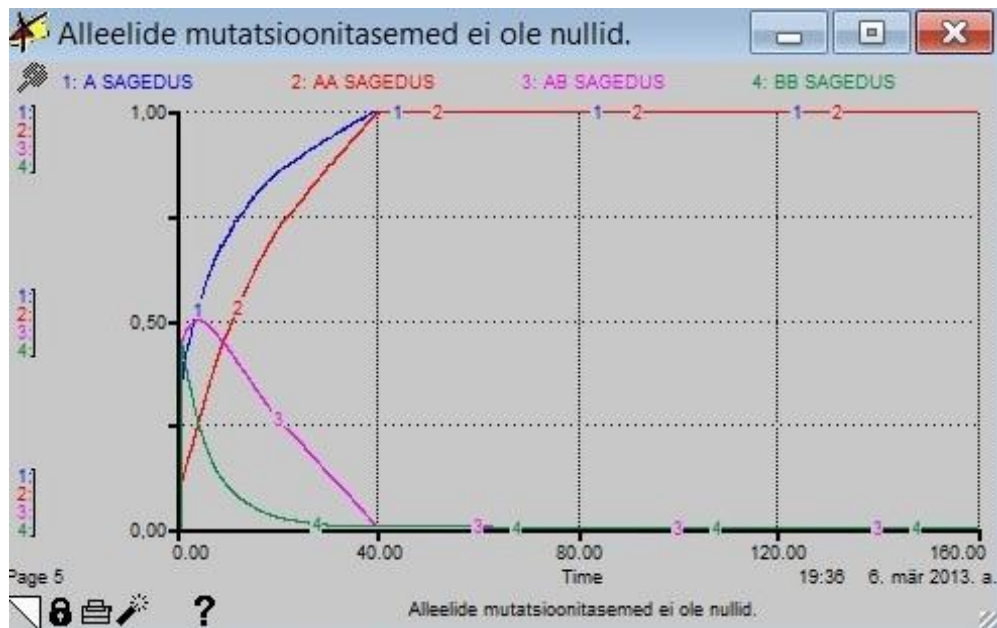


Joonis 10. Sagedused ainult  $B$  – alleeli muteerumisel.



Joonis 11. Sagedused  $A$  – ja  $B$  – alleelide mittemuteerumisel.





Joonis 12. Sagedused  $A$  – ja  $B$  – alleelide muteerumisel.

Mutatsioonisagedus populatsioonis ei tohi olla liiga kõrge, sest sel juhul koguneb populatsiooni liiga palju kahjulikke mutatsioone ning populatsioon võib välja surra. Mutatsioonisagedus ei tohi võrdsustuda ka nulliga, sest sel puhul kaob populatsioonist geneetiline muutlikkus ning populatsioon pole võimeline kohastuma keskkonnatingimuste muutustega. Siiski, kuivõrd mutatsioonid on üldjuhul organismile kahjulikud, vabaneb populatsioon enamikust neist puhastusselektiooni käigus. Vaid ülimalt väike hulk mutatsioone võib suurendada organismi kohasust ehk kohastumuslikku väärtust ja olla liikide evolutsiooni mootoriks.

Uurides tõuaretust näeme, et karjas on lisaks domineerivatele isastele ka mittedomineerivad isased tegelikult osa tõuaretuspopulatsioonist. Domineeriv isane võib anda pooled järglased suvalisel aastal, ülejäänud tulevad mittedomineerivate isaste abiga. Samuti ei pruugi ühel aastal domineeriv isane olla järgmisel sigimishooajal domineeriv, kui mittedomineerivad isased on ikka veel läheduses.

Võib arvata, et kui domineeriv isane teeb kogu sigimistöö ära, siis see protsess viib tervemate järglasteni. Kuid see viib ka vähemate „ $AB$ “-deni looduslikus populatsioonis ja seega oleks looduslikul populatsioonil suurem risk häabuda. Seega, domineerivuse ja territoriaalsuse teooriad oma äärmustes on oluliselt puudulikud pidades silmas geneetilise mitmekesisuse säilitamist populatsioonis.

Reaalelu populatsioonides on kogu karja kaitsmine isaste poolt ilmselt nii keeruline ja sigimisind mittedomineerivate isaste poolelt on nii suur, et karja kaitsed on oluliselt rikutud, mis suurendab geneetilist mitmekesisust. Selle tulemusena võib mittedomineerivate isaste geneetiline panus suurendada kogu populatsiooni stabiilsust.

Sedamoodi tundub loodus loovat kahe vastandliku jõu pinget, vähemalt metsikute loomade aretuspulatsioonides. Üks jõud on nähtav emaste valikus, kes valivad tugevad, suured, sümmeetrilise ehitusega isased, jõud, mis kindlasti toodab suurust, kiirust ja üldist tervist, mis võimaldab karjal minimiseerida kaotusi kiskjatele. Nurjav jõud, mittedomineerivate isaste sigimise toetus, toodab mitmekesisust, populatsioonisuuruse stabiilsust ja vastupidavust ettenägematule väljakutsele, näiteks haigusele.

## Kokkuvõte

Praeguseks on avastatud väga palju kaosele viivaid süsteeme. Siin töös on kasutatud diferentsiaalvõrranditel põhinevaid süsteeme, sest diferentsiaalvõrrandid kirjeldavad ajas pidevaid dünaamilisi süsteeme. Tähelepanu on pööratud süsteemidele, milles käsitletavat diferentsiaalvõrrandid on mittelineaarsed, kuna need võivad viia kaootiliste lahenditeni. Mittelineaarsed nähtused on kirjeldatavad selliste muutujate hulga abil, kus ühe muutuja muutmine ei põhjusta mõne teise muutuja proportsionaalset muutumist. Siin töös käsitletud mudelid on kõik antud algtingimustega ning mõnel mudelil näidatud, kuidas muutub tulemus mõne parameetri väikesel muutmisel. Iga kaosemudelite peatüki alapeatüki juures on toodud mudel ning mõned tähtsamad tulemused koos analüüsiga. Kõik süsteemid ei pruugi parameetrite teatud väärtuste korral viia kaoseni, kuid muutes parameetreid ja analüüsides saadud tulemusi, on näha, et pisemgi muutus võib viia kaoseni.

Teises peatükis on mudeliga kirjeldatud kaks baasprobleemi geneetikas, genotüübi moodustumine ning looduslik valik ja mutatsioon. Need mudelid ei ole nii täpsed, kuid nende abil on lihtsustatult võimalik mõista, kuidas käivad asjad reaalelus. Geneetikamudelite juures on analüüsivat ja selgitavat teksti, et neist mudelitest oleks lihtsam aru saada. Pääagu kõige kohta elus on võimalik teha lihtsustatud mudel, et uurida elu seaduspärasusi ja meid ümbritsevat paremini mõista. Geneetikamudelite juures on ka toodud näiteid reaalelust ja nende abil selgitatud protsesse reaalelus. Kõik mudelid on lahendatud ka mitme erineva kontrollparameetri väärtuste korral või erinevatel algtingimustel. Lahendused on illustreeritud graafikutega.

Mis on nende mudelite eesmärk? Lihtsustatult selgitada toimuvat meid ümbritsevas maailmas. Kaosemudelid on näideteks erinevatest ülesannetest tuletatud mittelineaarsetest diferentsiaalvõrranditest kaose tekkimiseks, geneetikamudelid on näiteks genotüübi segunemise ja muteerumise kirjeldamisest mudelite abil.

# **Models of dynamical systems and genetics**

Bachelor's thesis

Karin Lillo

## **Summary**

Dynamic systems are systems, which develop or change in time. With every model in this thesis there is given a story about the origin of given system or equation and necessary information. In addition to models there are also different charts to simplify the understanding of the models. Systems in this thesis are based on differential equations, because differential equations describe dynamic systems, which are continuous in time. Attention is paid to systems, in which the differential equations are nonlinear, because these could lead to chaotic solutions. All the models are given with initial conditions and some models also have charts, which show the change of the solution if a parameter has been changed a little. It is clear, that all systems may not lead to chaos with every value, but if the parameters are changed and solutions are analysed, it is seen that even a slightest change may lead to a chaos.

With models it is easy to experiment with the real world. Without such models we were often left to manipulate real systems in order to understand the relationships of cause and effect. Models help to realize the consequences of the actions of mankind without harming the nature or the real world. In this thesis, two basic genetic problems were discussed, the mating of two alleles and natural selection and mutation. These models are quite simple, yet they provide enough information to understand the base of these problems in the real world. It is also possible to make these models more precise, which will lead to more accurate results and more precise predictions to real life cause and effect situations. In conclusion, models just make a lot of things easier to understand.

## Kasutatud materjalid

- [1] B. Hannon, M. Ruth, *Dynamic Modeling*, Springer-Verlag New York, 1994
- [2] A. Heinaru, *Geneetika*, Tartu Ülikooli Kirjastus, 2012
- [3] Ü. Lepik, *Kaos ja kord*, Tartu Ülikooli Kirjastus, 1997
- [4] Ü. Lepik, J. Engelbrecht, *Kaoseraamat*, Teaduste Akadeemia Kirjastus, 1999
- [5] P. Gaspard, *Rössler systems*  
<http://homepages.ulb.ac.be/~gaspard/G.Roessler.Encycl.05.pdf> (viimati vaadatud 13.05.2013)
- [6] M. Viikmaa, *Klassikalise Geneetika Leksikon*  
<http://biomedicum.ut.ee/~martv/genolex.html> (viimati vaadatud 13.05.2013)
- [7] Isee systems – *STELLA Modeling & Simulation Software*  
<http://www.iseesystems.com/software/Education/StellaSoftware.aspx> (viimati vaadatud 13.05.2013)

## Lisa 1. Programmi STELLA lühikirjeldus

Stella – Arvutiprogramm, mida kasutatakse mudelite koostamiseks ja analüüsiks. Stella abil saab koostada mudeleid, mis pakuvad uurimiseks palju võimalusi, peamiselt küsides „Mis siis kui ...?“ ning näidates, mis seejärel juhtub. Stellat saab kasutada nii matemaatika-, keemia-, geneetika-, ökoloogia-, ökonoomia- ning füüsikamudelite kui ka paljude teiste teadusvaldkondade mudelite jaoks. Programmis mudelite koostamisel saab kasutada põhimuutujaid (STOCK), juhtimisi (FLOW), juhtimismuutujaid (CONVERTER), viitmuutujaid (ACTION CONNECTOR) ning vaime (GHOST). Põhimuutujateks saavad olla näiteks populatsioon, hind ja temperatuur ehk kõik muutujad, millel on mingi algväärtus olemas. Juhtimised on elemendid, mis kirjeldavad põhimuutujate muutumist. Kui mudel töötab ajas, siis nad muudavad põhimuutujaid iga ajasammu järel. Stella mudeli koostamisel saab kasutada muutujate avaldistes kõiki põhilisi matemaatilisi funktsioone, lisaks tingimuslauset (IF), mudeli aega (TIME), mudeli ajasammu (DT), muutuja väärtust eelmisel ajasammul (DELAY) jne. Stellas saab mudeli analüüsimiseks ja tulemuste illustreerimiseks kasutada graafikuid, tabeleid ning tundlikkuse analüüsi, mis võimaldab ühe muutuja väärtuste muutumisel jälgida süsteemi käitumist. Samuti on Stellas võimalik kasutada kolme erinevat arvutusmeetodit. Iga mudeli puhul on võimalik valida arvutusmeetodiks kas Euleri, Runge-Kutta 2. järku või Runge-Kutta 4. järku meetod. Enne mudeli käivitamist tuleb paika panna ka mudeli aja muutumise vahemik ning ajasammu suurus.

Vajadusel saab mudelisse lisada ka mõne muutuja arvulise väärtuse näitamise akna. Tundlikkuse analüüs võimaldab muuta ühe parameetri algväärtuseid ning kõik saadud tulemused ühele graafikule või tabelisse paigutada.

Informatsiooni programmi kohta, näitemudeleid ja abiinfot mudelite koostamise ning analüüsimise jaoks saab Stella veebilehelt [7].

## **Lisa 2. Lorenzi mudeli programmikood STELLAs**

$$X(t) = X(t-dt) + (X\_DOT)*dt$$

$$X(0) = 1$$

$$X\_DOT = P*(Y - X)$$

$$Y(t) = Y(t-dt)+(Y\_DOT)*dt$$

$$Y(0) = 1$$

$$Y\_DOT = (R-Z)*X - Y$$

$$Z(t) = Z(t-dt)+(Z\_DOT)*dt$$

$$Z(0) = 1$$

$$Z\_DOT = X*Y - B*Z$$

$$B = 8/3, P = 10, R = 40$$

## **Lisa 3. Rössleri mudeli programmikood STELLAs**

$$X(t) = X(t-dt) + (XDOT)*dt$$

$$X(0) = 1$$

$$XDOT = -Y - Z$$

$$Y(t) = Y(t-dt) + (YDOT)*dt$$

$$Y(0) = 1$$

$$YDOT = X + A*Y$$

$$Z(t) = Z(t-dt) + (ZDOT)*dt$$

$$Z(0) = 1$$

$$ZDOT = B + X*Z - C*Z$$

$$A = 0.398$$

$$B = 2$$

$$C = 4$$

#### **Lisa 4. Hénoni-Heiles'i mudeli programmikood STELLAs**

$$P1(t) = P1(t-dt) + (P1DOT)*dt$$

$$P1(0) = 0.354$$

$$P1DOT = -Q1 - 2*Q1*Q2$$

$$P2(t) = P2(t-dt) + (P2DOT)*dt$$

$$P2(0) = 0.354$$

$$P2DOT = -Q2 - (Q1)^2 + (Q2)^2$$

$$Q1(t) = Q1(t-dt) + (Q1DOT)*dt$$

$$Q1(0) = 0$$

$$Q1DOT = P1$$

$$Q2(t) = Q2(t-dt) + (Q2DOT)*dt$$

$$Q2(0) = 0$$

$$Q2DOT = P2$$



## Lisa 5. Duffingi mudeli programmikood STELLAs

$$V(t) = V(t-dt) + (VDOT)*dt$$

$$V(0) = 0$$

$$VDOT = -V/3 + Y - Y^3 + F*\cos(TIME)$$

$$Y(t) = Y(t-dt) + (YDOT)*dt$$

$$Y(0) = 0$$

$$YDOT = V$$

$$F = 0.1$$

$$Y\_MINUS\_1 = \text{DELAY}(Y,1)$$

## Lisa 6. Kahe alleeli paarimoodustumise mudeli programmikood STELLAs

$$A(t) = A(t-dt) + (-A\_Validud)*dt$$

$$A(0) = 100 \text{ \{A alleelide algväärtus.\}}$$

$A\_Validud = \text{IF } ((\text{JUHUSLIK} < A\_SAGEDUS) \text{ OR } (\text{JUHUSLIK} = A\_SAGEDUS)) \text{ AND } ((A > 0) \text{ AND } ((B > 0) \text{ OR } (B = 0))) \text{ THEN } 1 \text{ ELSE } 0$  {Suvalise A valimise protsess põhinedes tema algsagedusel. Teised tingimused ennetavad negatiivse A tekkimist.}

$$AA\_Genotyyp(t) = AA\_Genotyyp(t-dt) + (AA\_Paar - JUHTIMINE\_1)*dt$$

$AA\_Genotyyp(0) = 0$  {See loendur saab 2 alleeli iga genotüübi jaoks ja seega peab 1 lahutama iga kord kui 2 alleeli lisatakse. Seda teeb JUHTIMINE\_1.}

$AA\_Paar = \text{IF } A\_Hoid = 2 \text{ THEN } 2 \text{ ELSE } 0$  {See paarimoodustumise samm toimub, kui valitakse teine A. See tühjendab kogumi A\_Hoid ja saadab 2 kogumi AA\_Genotyyp loendurisse.}

JUHTIMINE\_1 = IF (AA\_Paar>0) THEN 1 ELSE 0

AB\_Genotyyp(t) = AB\_Genotyyp(t-dt) + (BA\_Paar + AB\_Paar - JUHTIMINE\_2)\*dt

AB\_Genotyyp(0) = 0 {See loendur saab 2 alleeli iga genotüübi jaoks ja seega peab 1 lahutama iga kord kui 2 alleeli lisatakse. Seda teeb JUHTIMINE\_2.}

BA\_Paar = IF A\_Hoid = 1 AND B\_Hoid = 1 THEN 2 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui kogumis B\_Hoid on üksik B ja valitakse A. See tühjendab kogumid A\_Hoid ja B\_Hoid ning saadab 2 kogumi AB\_Genotyyp loendurisse.}

AB\_Paar = IF A\_Hoid = 1 AND B\_Hoid = 1 THEN 1 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui kogumis A\_Hoid on üksik A ja valitakse B. See tühjendab kogumid A\_Hoid ja B\_Hoid ning saadab 2 kogumi AB\_Genotyyp loendurisse.}

JUHTIMINE\_2 = IF (AB\_Paar>0) THEN 1 ELSE 0

A\_Hoid(t) = A\_Hoid(t-dt) + (A\_Valitud - AA\_Paar - AB\_Paar)\*dt

A\_Hoid(0) = 0 {Vahepealne muutuja = A valiku arvuga. Üks generatsioon = A + B ajasammu. Kui järgmine valik on A, moodustatakse AA genotüüp, kui B, moodustatakse AB genotüüp.}

A\_Valitud = IF ((JUHUSLIK<A\_SAGEDUS) OR (JUHUSLIK=A\_SAGEDUS)) AND ((A>0) AND ((B>0) OR (B=0))) THEN 1 ELSE 0 {Suvalise A valimise protsess põhinedes tema algsagedusel. Teised tingimused ennetavad negatiivse A tekkimist.}

AA\_Paar = IF A\_Hoid = 2 THEN 2 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui valitakse teine A. See tühjendab kogumi A\_Hoid ja saadab 2 kogumi AA\_Genotyyp loendurisse.}

AB\_Paar = IF A\_Hoid = 1 AND B\_Hoid = 1 THEN 1 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui kogumis A\_Hoid on üksik A ja valitakse B. See tühjendab kogumid A\_Hoid ja B\_Hoid ning saadab 2 kogumi AB\_Genotyyp loendurisse.}

B(t) = B(t-dt) + (- B\_Valitud)\*dt

B(0) = 200 {B alleelide algväärtus.}

B\_Valitud = IF (JUHUSLIK>A\_SAGEDUS) AND ((B>0) AND ((A>0) OR (A=0))) THEN 1  
ELSE 0 {Suvalise B valimise protsess põhinedes tema algsagedusel.}

BB\_Genotyyp(t) = BB\_Genotyyp(t-dt) + (BB\_Paar – JUHTIMINE\_3)\*dt

BB\_Genotyyp(0) = 0 {See loendur saab 2 alleeli iga genotüübi jaoks ja seega peab 1 lahutama  
iga kord kui 2 alleeli lisatakse. Seda teeb JUHTIMINE\_3.}

BB\_Paar = IF B\_Hoid = 2 THEN 2 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui  
valitakse teine B. See tühjendab kogumi B\_Hoid ja saadab 2 kogumi BB\_Genotyyp  
loendurisse.}

JUHTIMINE\_3 = IF (BB\_Paar>0) THEN 1 ELSE 0

B\_Hoid(t) = B\_Hoid(t-dt) + (B\_Valitud – BB\_Paar – BA\_Paar)\*dt

B\_Hoid(0) = 0

B\_Valitud = IF (JUHUSLIK>A\_SAGEDUS) AND ((B>0) AND ((A>0) OR (A=0))) THEN 1  
ELSE 0 {Suvalise B valimise protsess põhinedes tema algsagedusel.}

BB\_Paar = IF B\_Hoid = 2 THEN 2 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm toimub, kui  
valitakse teine B. See tühjendab kogumi B\_Hoid ja saadab 2 kogumi BB\_Genotyyp  
loendurisse.}

BA\_Paar = IF A\_Hoid = 1 AND B\_Hoid = 1 THEN 2 ELSE 0 {See paarimoodustamise samm  
toimub, kui kogumis B\_Hoid on üksik B ja valitakse A. See tühjendab kogumid A\_Hoid ja  
B\_Hoid ning saadab 2 kogumi AB\_Genotyyp loendurisse.}

AA\_SAGEDUS = IF (AA\_Genotyyp>0) THEN (AA\_Genotyyp/KOGU\_GENOTYYP) ELSE 0

AB\_SAGEDUS = IF (AB\_Genotyyp>0) THEN (AB\_Genotyyp/KOGU\_GENOTYYP) ELSE 0

A\_SAGEDUS = A/(A+B) {Jälgib suvaliselt muutuva A alleeli sagedust. See näitab meile A  
alleeli valimise tõenäosust A, B alleelide kogumikest suvalise alleeli võtmisel.}

BB\_SAGEDUS = IF (BB\_Genotyyp>0) THEN (BB\_Genotyyp/KOGU\_GENOTYYP) ELSE 0

JUHUSLIK = RANDOM(0,1) {Juhusliku arvu generaator, mis annab arvu 0 ja 1.0 vahel. See arv võimaldab meil A, B alleelide kogumikust suvaliselt valida.}

KOGU\_GENOTYYP = AA\_Genotyypp + AB\_Genotyypp + BB\_Genotyypp

## **Lisa 7. Loodusliku valiku ja mutatsiooni mudeli programmikood STELLAs**

AA\_GENOTYYP(t) = AA\_GENOTYYP(t-dt) + (AA\_M22R – AA\_REMATE)\*dt

AA\_GENOTYYP(0) = 0 {AA genotüüpide algväärtus.}

AA\_M22R = KOGU\_ALLEELID/2\*A\_SAGEDUS^2 {Kasutame genotüüpide sageduste saavutamiseks Hardy–Weinbergi tulemust.}

AA\_REMATE = AA\_GENOTYYP {See juhtimine esindab genotüübi alleelideks muutumist, esindades generatsioonimuutust.}

AB\_GENOTYYP(t) = AB\_GENOTYYP(t-dt) + (AB\_M22R – AB\_REMATE)\*dt

AB\_GENOTYYP(0) = 0 {AB genotüüpide algväärtus.}

AB\_M22R = 2\*KOGU\_ALLEELID/2\*A\_SAGEDUS\*(1-A\_SAGEDUS) {Kasutame genotüüpide sageduste saavutamiseks Hardy–Weinbergi tulemust.}

AB\_REMATE = AB\_GENOTYYP {See juhtimine esindab genotüübi alleelideks muutumist, esindades generatsioonimuutust.}

A\_ALLEELID(t) = A\_ALLEELID(t-dt) + (UUS\_A + MUTATSIOON – A\_KAOTUS)\*dt

A\_ALLEELID(0) = 100 {A alleelide algväärtus.}

UUS\_A = 2\*AA\_GENOTYYP\*AA\_VILJAKUS\*AA\_ELLUJ22MISM22R +  
AB\_GENOTYYP\*AB\_VILJAKUS\*AB\_ELLUJ22MISM22R {See on moodus, kuidas genotüübid alleelideks laiali lagunevad, kui generatsiooni võrra aega on möödunud.}

MUTATSIOON =  $0.3 * B\_ALLEELID * \text{RANDOM}(0,1) * 0 +$   
 $0.03 * A\_ALLEELID * \text{RANDOM}(0,1)$

A\_KAOTUS = A\_ALLEELID {See juhtimine esindab alleelide genotüübiks muutumist.}

BB\_GENOTYYYP(t) = BB\_GENOTYYYP(t-dt) + (BB\_M22R – BB\_REMATE)\*dt

BB\_GENOTYYYP(0) = 0 {BB genotüüpide algväärtus.}

BB\_M22R = KOGU\_ALLEELID/2\*(1-A\_SAGEDUS)^2 {Kasutame genotüüpide sageduste saavutamiseks Hardy–Weinbergi tulemust.}

BB\_REMATE = BB\_GENOTYYYP {See juhtimine esindab genotüübi alleelideks muutumist, esindades generatsioonimuutust.}

B\_ALLEELID(t) = B\_ALLEELID(t-dt) + (UUS\_B – B\_KAOTUS – MUTATSIOON)\*dt

B\_ALLEELID(0) = 200 {B alleelide algväärtus.}

UUS\_B =  $2 * BB\_GENOTYYYP * BB\_VILJAKUS * BB\_ELLUJ22MISM22R +$   
AB\_GENOTYYYP\*AB\_VILJAKUS\*AB\_ELLUJ22MISM22R {See on moodus, kuidas genotüübid alleelideks laiali lagunevad, kui generatsiooni võrra aega on möödunud.}

B\_KAOTUS = B\_ALLEELID {See juhtimine esindab alleelide genotüübiks muutumist.}

MUTATSIOON =  $0.3 * B\_ALLEELID * \text{RANDOM}(0,1) * 0 +$   
 $0.03 * A\_ALLEELID * \text{RANDOM}(0,1)$

AA\_ELLUJ22MISM22R = 0.9 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

AA\_SAGEDUS = IF (TIME>0) THEN (AA\_GENOTYYYP/KOGU\_GENOTYYYP) ELSE 0

AA\_VILJAKUS = 2 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

AB\_ELLUJ22MISM22R = 1 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

AB\_SAGEDUS = IF (TIME>0) THEN (AB\_GENOTYYYP/KOGU\_GENOTYYYP) ELSE 0

AB\_VILJAKUS = 2 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

BB\_ELLUJ22MISM22R = 0.9 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

BB\_SAGEDUS = IF (TIME>0) THEN (BB\_GENOTYYP/KOGU\_GENOTYYP) ELSE 0

BB\_VILJAKUS = 2 {Fraktsioon ühel ajasammul.}

KOGU\_ALLEELID = A\_ALLEELID + B\_ALLEELID

KOGU\_GENOTYYP = AA\_GENOTYYP + AB\_GENOTYYP + BB\_GENOTYYP

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Karin Lillo, (sünnikuupäev: 06.02.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Dünaamiliste süsteemide ja geneetika mudelid“, mille juhendaja on Ella Puman,
  - 1.1 reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
  - 1.2 üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 03.06.2013